ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 68

11

НОЯБРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1983

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Г. А. Александрова*, *С. В. Феофанова* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 9.08.83. Подписано к печати 4.11.83. М-19305. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 13.13. Уч.-изд. л. 15.09. Тираж 2152. Тип. зак. 662.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9 : 581.524.44 : 005

Б. Н. Норин

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ: ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ОБЪЕКТЫ КЛАССИФИКАЦИИ

B. N. NORIN. VEGETATIONAL COVER: COENOTIC STRUCTURE AND OBJECTS FOR CLASSIFICATION

Анализ существующих в отечественной геоботанике подходов к растительному покрову свидетельствует о том, что в настоящее время сложились две концепции в понимании основного ее объекта: 1) как морфологически однородного по составу и сложению участка растительности и 2) как ценотически обусловленной (т. е. обусловленной взаимодействиями) совокупности растений. В связи с глубокими различиями этих двух концепций выявляются два разных объекта изучения, к которым должны быть применены и разные принципы классификации.

В отечественной геоботанике в настоящее время распространен постулат о сложении растительного покрова исключительно из фитоценозов. Основные положения этого постулата следующие. Фитоценоз (растительное сообщество) — основная единица растительности. Фитоценозы — своего рода кирпичики, из которых и строится здание — растительный покров; более крупные единицы (например, микро- или мезокомбинации) составлены только из фитоценозов или их фрагментов, а более мелкие, элементарные единицы (например, синузии) — лишь части фитоценозов. В связи с этим единицами классификации растительного покрова являются фитоценозы или их территориальные объединения (комбинации, комплексы и т. п.). Данный постулат особенно распространен среди исследователей Крайнего Севера. Так, Б. А. Тихомиров (1946, 1956а, б) утверждал «всюдность» существования фитоценозов в Арктике. В последние годы этот постулат принят в работах Н. В. Матвеевой (Матвеева, 1979; Чернов, Матвеева, 1979, и др.) и ряда других исследователей.

Однако еще в 30-х годах В. Н. Сукачев (1934) отмечал, что в природе имеются участки растительного покрова, где фитоценозов нет, а присутствуют лишь неопределенные группировки, агрегации, т. е. группировки разрозненно растущих растений, между которыми нет взаимодействий, нет конкуренции. Это явление отмечали А. П. Шенников (1938, 1964) и другие исследователи — В. В. Алехин (1924, 1935), И. К. Пачоский (1925), А. А. Гроссгейм (1929), А. А. Корчагин (1956), А. А. Ниценко (1971), а также многие другие. Исследования, проведенные на Крайнем Севере, показали, что есть также участки, где присутствуют лишь автономные синузии, не входящие в фитоценозы, или же лишь фрагменты фитоценозов (Норин, 1979, 1980; Норин, Китсинг, 1982). Подобные участки растительного покрова в полярных пустынях В. Д. Александрова (1981) назвала семиагрегациями. Из этих примеров следует, что принятый в геоботанике постулат о повсеместности фитоценозов неприемлем. Растительный покров может быть сложен и не из фитоценозов.

Постулат о сложении растительного покрова только из фитоценозов зиждется на существующем определении растительного сообщества как относительно морфологически однородного участка растительного покрова с однородными взаимоотношениями растений. Сукачев (1956 : 478) так определял растительное сообщество: «Под фитоценозом (растительным сообществом) следует понимать всякую, по составу и сложению однородную на известном протяжении группировку растений, характеризующуюся также однородным характером системы взаимоотношений между растениями и между ними и средой». Подоб-

ное определение растительного сообщества давали Шенников (1964) и многие другие геоботаники.

Нетрудно видеть, что в определении фитоценоза имеются два равноценных главных критерия. Один из них — однородность морфологического строения (состава и сложения) группировки, другой — однородность системы взаимоотношений растений в группировке. При двух равноценных критериях они должны всегда сопровождать друг друга.

Однако однородность морфологического строения растительного покрова не всегда сопровождается однородностью системы взаимодействий растений. Так, часто морфологически однородны неопределенные группировки (агрегации), в которых взаимодействия растений вообще отсутствуют или же лишь начинают складываться между некоторыми отдельными растениями. Участки с неопределенными группировками присутствуют в любой природной зоне. Таковы речные отмели с одиночно растущими растениями, щебнистые осыпи в горах, многие участки в горных тундрах, в полярных и аридных пустынях и т. п. Относительно морфологически однородны и комплексы сообществ или комплексы фрагментов сообществ, которые часто лишь с трудом отличимы от мозаичных сообществ и то лишь при привлечении каких-то дополнительных их свойств и признаков. В комплексах, несмотря на известную относительную однородность их состава и сложения, совершенно различны взаимоотношения растений в разных их элементах. Из рассмотрения этих примеров следует, что при определении фитоценоза нельзя признавать главным критерием морфологическую однородность растительной группировки, так как такая относительная однородность присуща и агрегациям, и комплексам, т. е. она не является специфическим свойством растительного сообщества и не влечет за собой обязательно однородность взаимодействий растений на всем этом участке.

Обратимся ко второму критерию, который положен в основу определения и выделения фитоценоза.

Однородность системы взаимодействий растений, как показали наблюдения, всегда обусловливает относительную морфологическую однородность образуемой ими группировки, поэтому мы считаем, что необходимо признать только один главный критерий, определяющий фитоценоз, — однородность системы взаимодействий растений. В многочисленных высказываниях классиков фитоценологии и геоботаники подчеркивается, что основным свойством фитоценоза является наличие взаимодействий растений, однородность этих взаимодействий, и никогда не говорится (в отрыве от характеристики взаимодействий растений), что основным свойством фитоценоза является его морфологическая однородность. В частности, в определении фитоценоза у Е. М. Лавренко (1959 : 16) признак однородности состава и сложения вообще отсутствует; он считает, что «к фитоценозу следует относить любое сочетание растений. . ., в котором наблюдаются известные взаимовлияния. . . между растительными компонентами как высшими, так и низшими». Непризнание единственным и основным критерием фитоценоза однородности системы взаимоотношений растений, вероятно, связано с трудностью их установления.

В настоящее время в практике исследования растительного покрова оформились два разных понимания фитоценоза: 1) как морфологически однородного по составу и сложению участка растительного покрова и 2) как ценотически обусловленной, т. е. обусловленной их взаимодействиями, совокупности растений. Фактически сложились два подхода к растительному покрову: морфолого-территориальный и ценофункциональный, причем морфолого-территориальный подход в неявной форме абсолютно превалирует в геоботанических исследованиях.

При морфолого-территориальном подходе фитоценозом считается в определенной степени однородный по составу и сложению участок растительного покрова вне зависимости от степени и характера взаимодействий растений. Так, например, А. Е. Катенин (1972 : 106) пишет: «Фитоценозом мы называем участок растительного покрова мезоразмера, приуроченный к определенному элементу мезорельефа, имеющий однотипное строение на всем своем протяжении и отличающийся характером растительности от соседних участков, приуроченных к другим элементам мезорельефа». Ту же точку зрения высказывает

Матвеева (1970, 1979; Матвеева и др., 1973) и некоторые другие геоботаники. Явных сторонников морфолого-территориального подхода к растительному сообществу в СССР единицы, но неявных сторонников, т. е. тех, кто хотя и признают значение взаимодействий растений для существования фитоценозов, но практически (при анализе растительного покрова, при выделении фитоценозов и т. д.) принимают во внимание только их морфологическое строение, большинство.

Рассмотрим этот подход несколько подробнее. Несомненно, что любую территорию можно разделить на участки большего или меньшего размера, растительный покров которых будет в определенной степени морфологически однородным. Это и есть фитоценозы в морфолого-территориальном их понимании. Отсюда и возникает постулат о сложении растительного покрова только из фитоценозов. Однако это положение имеет определенные следствия, которые обычно не учитываются.

Как уже отмечалось, растения на большинстве участков влияют друг на друга, но существуют и такие участки, на которых практически взаимодействие между растениями отсутствует. Пример тому — агрегации. При морфолого-территориальном понимании сообщества и такие участки являются фитоценозами, следовательно, в таком случае взаимовлияние растений не присуще всем фитоценозам, не может служить обязательным признаком сообщества и не должно считаться его критерием. Если же при выделении фитоценоза этот критерий не отвергать, тогда нужно признать, что существуют фитоценозы, в которых имеются взаимодействия растений, и нефитоценозы, в которых взаимодействия отсутствуют. Однако деление участков растительного покрова на фитоценозы и нефитоценозы противоречит принципу понимания сообщества как территориальной морфологической однородности, так как в этом понимании все выделы являются фитоценозами.

Другое следствие заключается в том, что морфолого-территориальный подход к фитоценозу требует очень строгого и объективного установления меры морфологической однородности растительности в границах сообщества, в противном же случае выделяемые объекты становятся несопоставимыми. Александрова (1969 : 211) пишет, что «никем из фитоценологов не дается достаточно объективного обоснования, как определяется и как выделяется в природе основная территориальная единица растительного покрова — фитоценоз». Без точных критериев теряются грани между сообществами и их комплексами, очень сильно варьирует объем сообщества в понимании разных исследователей. В. И. Василевич (1970 : 384) отмечает, что «к сожалению, чисто морфологическое понятие фитоценоза страдает очень большой неопределенностью. В частности, нет никаких твердых критериев, по которым мы могли бы установить, что это уже два разных фитоценоза, а не какие-то разности в пределах одного».

При ценофункциональном подходе фитоценозом считается не любой участок растительного покрова, а лишь ценотически ассоциированный, т. е. тот, в котором состав и обилие растений в той или иной степени регулируются их взаимодействием. Но это лишь принцип подхода к растительному покрову, это признак ценотически ассоциированного покрова вообще. А как выделяются конкретно фитоценозы в этом ценотически ассоциированном покрове? Для того чтобы участок растительного покрова можно было рассматривать как одну группировку, один фитоценоз, в нем должна существовать относительная однородность регуляции растениями их состава и сложения. Эта однородность регуляции индицируется в фитоценозе эдификатором, который в конечном счете изменяет в той или иной степени состав и строение растительного сообщества, составленного первоначально из набора видов, лимитированного экологическими условиями местообитания. Экологические условия отбирают исходный видовой состав, но в дальнейшем являются лишь фоном, на котором происходит ценотическое регулирование состава и сложения фитоценоза. Можно привести много примеров, когда эдификатор выравнивает своим воздействием первоначально неоднородную экологическую обстановку (например, в ряде лесных сообществ) и, наоборот, когда на фоне однородной экологической обстановки разные эдификаторы создают совершенно разные фитоценозы. Эдификатор как наиболее мощное, наиболее конкурентоспособное растение выравнивает в той или

иной степени растительную группировку благодаря созданию им фитосреды и конкуренции, отбирает те или иные виды, способствуя развитию одних и угнетая другие.

Необходимо обратить внимание на то, что границами сообщества все же являются не границы, в пределах которых эдификатор изменяет среду, а территория, на которую распространяется его конкуренция. Там, где господство в конкуренции переходит к другому виду, существует уже другое сообщество. Это положение глубоко ценотическое, и очень важно его учитывать при анализе конкретных ситуаций в растительном покрове. Средообразование, осуществляемое растением-эдификатором, нередко охватывает пространство, более широкое, чем поле господства эдификатора в конкуренции, распространяется на соседние сообщества (например, влияние лесных полос на прилегающие территории). Оно может быть и ценотически значимым, т. е. оказывающим влияние на состав и сложение соседнего фитоценоза, но это будет уже межценозное взаимодействие.

Иногда возникают сомнения в необходимости привлечения эдификатора для определения сущности фитоценоза и его границ. Для этого определения, возможно, и не обязательно выделение в растительном покрове эдификатора, так как состав и сложение сообщества регулируются взаимодействиями всех составляющих его растений; важно, чтобы эти взаимодействия существовали. Для определения же границ фитоценоза, для отграничения участка с однотипными взаимодействиями растений выделение наиболее конкурентно-мощного растения-эдификатора (эдификаторной синузии) необходимо. В любом ценотически ассоциированном растительном покрове можно выделить вид или группу ценотически однотипных видов, которые в наибольшей степени воздействуют на другие растения. Синузия [1] этого вида (видов) может оказаться и очень слабым эдификатором, но ценотическое поле эдификаторной синузии отграничит участок растительного покрова с однотипной системой взаимодействий растений.

Смена эдификатора всегда свидетельствует об изменении системы взаимодействий растений, хотя теоретически можно допустить, что могут существовать разные эдификаторы, оказывающие одинаковое влияние на другие растения,[2] т. е. создающие одинаковые ценотические системы. В то же время нельзя забывать, что может наблюдаться изменение воздействия эдификатора при изменении экологической обстановки. В таком случае граница фитоценоза будет определяться не по границе господства эдификаторной синузии, а по линии «перелома» экологической обстановки (см. Александрова, 1965). Внешним выражением однотипности взаимодействий растений на определенной площади является однородность строения (состава и сложения) группировки.

При таком рассмотрении выявляется разница между фитоценозом и комплексом фитоценозов, который также представляет собой ценотически ассоциированное образование, т. е. образование, охваченное взаимодействиями растений и в какой-то степени регулируемое ими, но в комплексе фитоценозов (или их фрагментов) единого эдификатора нет.

В ряде местообитаний, на периферии экологических ареалов эдификаторов, в экстремальных условиях существования растений (в частности на Крайнем Севере) эдификаторная сила многих доминантных растений очень ослаблена и возникают фитоценозы, внутри которых существуют группировки (микрогруппировки, синузии), не подчиненные этим эдификаторам, или же фитоце-

---

[1] Синузии мы понимаем не по Алехину (1935, 1951), т. е. не как объединение жизненных форм более или менее равноценных экологически (такое понимание до сих пор широко бытует среди исследователей аридных территорий), а по Du Rietz (1930, 1936), T. Lippmaa (1933; Липпмаа, 1946), Сукачеву (1931, 1938, и др.), которые определяли их как простейшие, элементарные растительные группировки, как пространственно и экологически обособленные группы растений. К этому нужно еще добавить, что синузии — это одноярусные и ценотически обособленные растительные группировки.

[2] В этом плане следует обратить внимание на высказывания Василевича (1966) и Б. М. Миркина и соавторов (1968) о том, что растение определенного вида может не различать воздействия ряда других видов, а будет одинаково реагировать только на определенные их типы. Отсюда можно предположить, что разные эдификаторы могут оказывать однотипное влияние на другие растения.

нозы распадаются на синузии или на фрагменты фитоценозов, в которых господство принадлежит разным видам. Создается сложный по строению растительный покров, часто с очень дробными автономными элементами. Этими элементами могут быть разные образования, в том числе синузии, т. е. могут существовать комплексы фрагментов фитоценозов и комплексы синузий. Как мы уже говорили ранее, существуют и такие участки растительного покрова, где нет взаимодействий отдельных растений или отдельных синузий — агрегации и семиагрегации.

Таким образом, при ценофункциональном подходе к растительному покрову последний трактуется как состоящий не только из фитоценозов — в нем могут также сочетаться и агрегации с синузиями, фрагменты разных фитоценозов, отдельные синузии и т. п. Такие сочетания, если провести ценотический анализ растительности, можно в массе обнаружить во всех зонах и типах растительности. Вспомним проведенный Сукачевым (1957) классический анализ растительности валуна в сосновом лесу, когда он показал, что растительность валуна не является синузией черничного бора, а представляет собой автономное образование внутри лесного фитоценоза.

Ценотически сложный растительный покров, если его участок мезоразмера морфологически относительно однороден, обычно при морфолого-территориальном подходе описывается как единый фитоценоз. Такой участок, или «морфолого-территориальный фитоценоз», который Александрова (1971) назвала фитоценохорой, а мы (Норин, 1970, 1979) — фитохорой, в разных условиях и разных типах растительного покрова обладает различным уровнем ценотической ассоциированности и ценотической однородности — от полной неассоциированности (если фитохора состоит только из агрегаций) до полной ассоциированности (если в фитохоре представлен лишь один фитоценоз с сильным эдификатором).

При таком резком разграничении двух объектов растительного покрова необходимо отметить, что фитоценоз и фитохора — единицы, не противопоставляемые друг другу и не взаимоисключающие: они отражают разные стороны, разные особенности растительного покрова. Фитоценоз — функциональная единица, а фитохора — единица территориального морфологического расчленения растительного покрова. Но отсюда не следует, что фитоценоз существует вне пространства или что он пространственно не ограничен. Он также пространственно, территориально обособлен, но его границы могут не совпадать с границами фитохоры. Например, в горных куртинных кустарничковых тундрах фитоценозы (или их фрагменты), разделенные полосами щебнистого грунта без растений, имеют небольшие площади, иногда лишь в несколько квадратных метров или даже дециметров, тогда как фитохоры этих тундр, объединяющие однотипные фитоценозы, имеют здесь площади в несколько сотен квадратных метров.

Применение фитохоры как единицы растительного покрова наиболее удобно при общих геоботанических описаниях территорий, ботанико-географических исследованиях и картографировании растительности, маршрутных работах, но при этом никогда нельзя забывать, что эта единица — не ценотическая, нередко она бывает сложной, составленной из разных ценотических элементов и поэтому часто необходимы ее анализ и расчленение для сопоставления с другими фитохорами и для их систематизации.

При исследовании же процессов, происходящих в растительном покрове, при изучении связей и взаимодействий в нем необходимо оперировать уже другими единицами — фитоценозами и синузиями. Сукачев (1948 : 193) отмечал, что «если таксономические единицы в ландшафтоведении суть единицы в основном хорологические, то таксономические единицы в биогеоценологии таковыми не являются. Конечно, и эти последние занимают известное место на земной поверхности, но нас прежде всего интересует не это, а характер взаимодействий (коакций) между компонентами. . . Изучение этого процесса, который можно назвать основным биогеоценотическим процессом, и есть главная задача биогеоценологии». Подобные соотношения существуют между фитохорой и фитоценозом, между геоботаникой и фитоценологией.

Рассмотренные нами формы растительного покрова (агрегации, синузии, фитоценозы, фитохоры) могут являться объектами классификации, но основа-

ния и принципы последней, как явствует из сути этих объектов, не могут быть одинаковыми для всех форм. При ценотически ассоциированных объектах (фитоценозах, синузиях) основой типологии должны служить взаимоотношения растений (ценотические позиции компонентов, уровень ассоциированности группировок и т. п.). Основой типологии фитохор и других территориальных выделов являются численность компонентов, их экологические характеристики, строение группировок и т. п.

В заключение мне хочется высказать надежду, что данная статья заставит геоботаников при проведении классификации растительного покрова задуматься о сути выделяемых ими единиц и обоснованности принципов их классификации.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1965). К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме. Бот. ж., 50, 9. — Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., Наука. — Александрова В. Д. (1971). Об объектах биогеоценологии. Бот. ж., 56, 9. — Александрова В. Д. (1981). Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. Бот. ж., 66, 5. — Алехин В. В. (1924). Что такое растительное сообщество (растительное сообщество как выражение социальной жизни у растений). Л., Красная новь. — Алехин В. В. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. ботаника, 5. — Алехин В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. Изд. 2-е. М., Советская наука. — Василевич В. И. (1966). Учение о непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, 27. — Василевич В. И. (1970). Пространственная однородность растительных сообществ и методы ее оценки. Бот. ж., 55, 3. — Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. В кн.: Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. А (зимние пастбища), вып. 1. Баку. — Катенин А. Е. (1972). Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Корчагин А. А. (1956). К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. — В кн.: Полевая геоботаника, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Липпмаа Т. М. (1946). О синузиях. Сов. ботаника, 3. — Матвеева Н. В. (1970). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении р. Пясины (Зап. Таймыр). Автореф. канд. дис., Л. — Матвеева Н. В. (1979). Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука. — Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л., Наука. — Миркин Б. М., Ишбулатова Н. Г., Денисова А. В. (1968). О связи эдификаторов древесного яруса пойменных лесов Башкирии с травянистым ярусом и подлеском. Учен. зап. Пермск. гос. пед. инст., 64. — Ниценко А. А. (1971). О типе растительного покрова. Бот. ж., 56, 4. — Норин Б. Н. (1970). О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. ж., 55, 2. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Норин Б. Н. (1980). Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера. Бот. ж., 65, 11. — Норин Б. Н., Китсинг Л. И. (1982). Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. Бот. ж., 67, 1. — Пачоский И. К. (1925). Социальный принцип в растительном царстве. Ж. Рус. бот. общ., 10, 1—2. — Сочава В. Б. (1968). Растительные сообщества и динамика природных систем. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальн. Вост., 20. — Сукачев В. Н. (1931). Руководство к исследованию типов лесов. Изд. 3-е. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1934). Что такое фитоценоз? Сов. ботаника, 5. — Сукачев В. Н. (1938). Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. В кн.: Растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1948). Фитоценология, биогеоценология и география. Тр. II Всесоюзн. географ. съезда, 1. М. — Сукачев В. Н. (1956). О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. ж., 41, 4. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., Изд. АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1946). К происхождению лугового типа растительности в арктической Евразии. В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943 гг.). Л., Изд. АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1956а). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М; Л., Изд. АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1956б). Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности. В кн.: Снег и талые воды. М., Изд. АН СССР. — Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. (1979). Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука. — Шенников А. П. (1938). Дарвинизм и фитоценология. Сов. ботаника, 3. — Шенников А. П. (1964). Введение в гео-

ботанику. Л., Изд. ЛГУ. — Du Rietz G. E. (1930). Vegetationsforschung auf sozialanalitischer Grundlage. Handb. Biol. Arbeitsmeth., 11, 5. Berlin—Wien. — Du Rietz G. E. (1936). Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935. Svensk. Bot. Tidskr., 30. 3. — Lippmaa T. (1933). Taimeühigute uurimise metoodika ja Eesti taimeühigute klassifikatsiooni põhijooni. Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 39, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 I 1983.

SUMMARY

The analysis of existing geobotanical approaches in classification of the vegetational cover proves that at present in the USSR there exist two trends in understanding the object of the study — phytocoenosis: as morphologically homogeneous in composition and structure vegetation area, and as a coenotically specified (that is specified by interrelations) of aggregation of plants. In connection with the marked differences between these two objects of geobotany their classification principles must differ accordingly.

УДК 005 : 581.524.4 (477.75)

Я. П. Дидух

ОПЫТ КЛАССИФИКАЦИИ КСЕРОФИЛЬНОЙ ПОЛУКУСТАРНИЧКОВОЙ И ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНОГО КРЫМА

YA. P. DIDUKH. AN ATTEMPT OF THE CLASSIFICATION OF THE XEROPHILOUS SUBFRUTICOSE AND HERBACEOUS VEGETATION OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Приводится классификация степей и томилляров Горного Крыма с выделением фитоценонов методом последовательного использования широты эколого-ценотической амплитуды, степени постоянства и показателей общего проективного покрытия вида. Выделяются фитоценоны, принятые в системе Браун-Бланке. Даются диагностическая таблица и характеристика 3 союзов, 6 ассоциаций и 10 субассоциаций. На основе доминирующих видов выделены фации. Делается заключение о значимости природных и антропогенных факторов в процессах дифференциации растительного покрова степей и томилляров Горного Крыма.

Проблемы классификации растительности продолжают активно разрабатываться различными школами, что вызывает многочисленные дискуссии и стимулирует развитие фитоценологии в целом. Наиболее известными являются школы сигматистов (Браун-Бланке) и отечественная, создавшие логические, подробные и широко используемые классификации. Каждая из классификаций имеет определенные недостатки и достоинства, многократно обсуждавшиеся как в отечественной (Сукачев, 1948; Шенников, 1956; Ярошенко, 1961; Карамышева, 1967; Миркин, 1968, 1978, 1981; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1979; Александрова, 1969; Василевич, 1975; Трасс, 1976; Работнов, 1978, и др.), так и в зарубежной литературе (Braun-Blanquet, 1951; Scamoni, 1954; Scamoni, Passarge, 1963; Klika, 1955; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; Уиттекер, 1980, и др.). В настоящее время в развитии фитоценологии наступил такой период, когда назрела необходимость построения единой классификации, которая использовала бы огромный накопленный фактический материал и положительные стороны каждой из существующих классификаций. В основе такой классификации должны лежать наиболее существенные признаки растительности, определяемые поведением видов в ценозах.

Такими признаками, которые расположены по значимости и константности, являются широта эколого-ценотической амплитуды, отражающая границы распространения вида в спектре синтаксонов данного региона, степень постоянства и показатель общего проективного покрытия вида (Дидух, 1982). Эти признаки отражают разные стороны поведения вида в ценозах, в связи с чем не подчинены друг другу и чаще всего не коррелируют между собой. Мы используем их по значимости для выделения синтаксонов разных рангов. По широте эколого-ценотической амплитуды выделяются характерные и дифференциальные виды синтаксонов наиболее высоких рангов. Менее значимые признаки, на основе которых выделены синтаксоны более низкого ранга, выступают как вспомогательные для выделения синтаксонов высших рангов. Например, разница в степени постоянства на 2—3 балла хотя и не определяет ценотической границы вида, из-за чего он не попадает в число характерных или дифференциальных, но указывает на качественное отличие от соседнего синтаксона и учитывается при проведении границы между синтаксонами. Объем синтаксономических категорий и их наименование (класс, порядок, союз, ассоциация, субассоциация) сохраняются согласно рекомендациям Брюссельского конгресса 1910 г., используемым школой Браун-Бланке. Самые низкие

категории — фации и субфации — установлены на основе данных проективного покрытия видов (доминантов), что отнюдь не умаляет значимости выделенных синтаксонов. Применение в качестве признака степени проективного покрытия, наиболее тонко оттеняющего процессы динамики растительного покрова и локальные экологические условия, позволяет использовать накопленный в СССР огромный материал по сукцессиям.

Ниже приведена разработанная нами классификация ксерофильной травянистой и полукустарничковой растительности Горного Крыма, включая предгорья. Исходными данными послужили 346 полных геоботанических описаний фитоценозов, охватывающих основное разнообразие растительных группировок, относящихся к степям и томиллярам, от мыса Айя на западе до г. Феодосия на востоке. Общая характеристика этой растительности дана в литературе достаточно полно (Вульф, 1925, 1948; Чернова, 1951; Привалова, 1956, 1958; Голубев, 1968, 1969; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1978, 1980; Дідух, 1981; Лавренко, 1980, и др.).

Вследствие большой мозаичности группировок, полидоминантности или отсутствия доминантов для некоторых ценозов при классификации степей и томилляров на доминантной основе выделяется огромное число ассоциаций, что затрудняет их дальнейшую обработку (картирование, сравнение и т. д.). Применение системы единиц, принятых школой Браун-Бланке, значительно уменьшает количество основных фитоценонов (ассоциаций) и делает их легко сопоставимыми друг с другом. В результате обработки геоботанических описаний с использованием методов, рекомендованных школой Браун-Бланке, мы выделили 31 фитоценон неопределенного синтаксономического ранга. На следующем этапе при сравнении фитоценонов друг с другом по характерным видам, диагностическим блокам и показателям степени постоянства (для самых низких единиц) мы установили их синтаксономический ранг и построили иерархическую классификацию до уровня ассоциаций и субассоциаций. При этом были использованы негативно-диагностические блоки как вспомогательный критерий для выделения синтаксонов, не употребляемые в классической методике Браун-Бланке. Эти блоки являются диагностическими для соседних синтаксонов и отсутствуют в рассматриваемом. В отличие от блоков характерных видов диагностические и негативно-диагностические блоки служат лишь относительным критерием выделения синтаксонов и определяются по расположению синтаксонов в системе относительно друг друга. Исключение или введение новых синтаксонов меняют структуру этих блоков. Однако такой относительный критерий не является субъективным. Ввиду территориальной ограниченности Горного Крыма и отсутствия аналогичных сведений о степной растительности окружающих территорий юга СССР мы условно относим изучаемые группировки к классу Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 43, порядку Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. 43. Сообщества этих синтаксонов распространены в Горном Крыму лишь в предгорьях, на яйле и в восточной части Южного берега Крыма (на восток от Алушты). Степные группировки, локально встречающиеся в западной и центральной частях Южного берега Крыма и в западной части Горного Крыма, сильно отличаются от остальных богатством эфемеров и отсутствием широко распространенных степных видов, например видов рода *Agropyron*, *Linosyris villosa*, *Stipa lessingiana*, *S. pontica*, *Artemisia repens*, *Kochia prostrata* и других, на что указывал С. С. Станков (1939, 1941). Эти ценозы относятся к другому классу растительности (Thero—Brachypodietea Br.-Bl. 61) и в данной статье не рассматриваются.

Выделенные фитоценоны порядка Festucetalia valesiacae принадлежат к трем союзам, условно названным нами Carici humilis—Androsacion verb. nov., Adonidi—Stipion tirsae verb. nov. и Veronici multifidae—Stipion ponticae verb. nov., которые отличаются друг от друга, как видно из таблицы, по характерным видам, диагностическим и негативно-диагностическим блокам. Первый из союзов близок к Festucion sulcatae Soó 40 и Saturejon montanae Horvat 62, второй — к Danthonio—Stipion stenophyllae Soó 47, а третий — к Stipeto—Poion carniolicae Br.-Bl. 61, приводимым для Южной Европы (Soó, 1959; Braun-Blanquet, 1961; Horvat et al., 1974). Все фитоценоны сгруппированы в 6 ассоциаций и 10 субассоциаций.

Диагностическая таблица синтаксонов степей и томилляров Горного Крыма

Вид										
	Класс Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 43									
	Порядок Festucetália valesiacae Br.-Bl. et Tx. 43									
	союз									
	Carici humilis-Androsacion		Adonidi-Stipion tirsae	Veronici multifidae—Stipion ponticae						
	ассоциации									
	Potentilletum depressae	Stipetum lithophilae	Adonidi—Stipetum tirsae	Melico-Paeonietum tenuifoliae	Asphodelinetum tauricae			Eryngio—Stipetum ponticae		
	субассоциации									
	Typica	Typica	Typica	Typica	Typica	Salvietosum scabiosifoliae	Trigonellosum gladiatae	Stipetosum lessingianae	Typica	Agropyretosum ponticae
	число видов									
	25—40	38—42	40—46	26—33	25—39	27—37	34—42	31—47	22—37	24—38
	число описаний									
	56	12	14	19	65	16	7	74	38	34
Характерные виды союза Carici humilis—Androsacion										
Carex humilis Leyss.	IV^{4}	V$^{3-5}$	—	—	—	—	—	—	—	—
Teucrium jailae Juz.	III	IV	—	—	—	—	—	—	—	—
Androsace taurica Ovcz.	III	V	—	—	—	—	—	—	—	—
Veronica taurica Willd.	IV	II	—	—	—	—	—	—	—	—
Koeleria lobata (Bieb.) Roem. et Schult.	III	V	—	III	II	—	—	—	—	—
Asperula caespitans Juz.	IV	V	—	III	—	—	—	—	—	—
Alopecurus vaginatus (Willd.) Pall. ex Kunth	IV	III	—	—	—	—	—	—	—	—
Характерные виды союза Adonidi—Stipion tirsae										
Stipa tirsa Stev.	—	—	V^{4}	—	—	—	—	—	—	—
Adonis vernalis L.	—	—	V	—	—	—	—	—	—	—
Cerastium biebersteinii DC.	—	—	V	—	—	—	—	—	—	—
Elytrigia trichophora (Link) Nevski	—	—	V	—	—	—	—	—	—	—

Характерные виды союза Veronici multifidae—Stipion ponticae										
Veronica multifida L.	—	—	—	II	IV	IV	III	III	III	II
Asperula galioides Bieb.	—	—	—	II	II	III	V	III	—	II
Stipa pontica P. Smirn.	—	—	—	II^{3-4}	III^{3-5}	II^{3-4}	—	IV^{3-5}	II^{3-4}	II^{3-4}
Agropyron ponticum Nevski	—	—	—	II	III	IV	—	II	—	IV
Jurinea sordida Stev.	—	—	—	II	III	IV	IV	IV	—	III
Asphodeline lutea (L.) Reichenb.	—	—	—	II	II	II	—	II	II	—
Thesium arvense Horvátovszky	—	—	—	—	IV	IV	V	III	II	II
Asperula stevenii V. Krecz.	—	—	—	—	II	II	—	II	II	II
Convolvulus cantabrica L.	—	—	—	III	—	III	III	III	IV	—
Acinos arvensis (Lam.) Dandy	—	II	II	III	II	II	—	—	II	—
Sideritis comosa (Rochel ex Benth.) Stank.	—	—	—	II	—	—	II	II	III	II
Характерные виды ассоциации Potentilletum depressae										
Potentilla depressa Willd. ex Schlecht.	V^{3}	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hieracium bauhinii Bess.	III	—	—	—	II	—	—	II	—	—
Allium jailae Vved.	IV	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ajuga orientalis L.	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Minuartia hirsuta (Bieb.) Hand.-Mazz.	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Характерные виды ассоциации Stipetum lithophilae										
Stipa lithophila P. Smirn.	—	V^{4}	—	—	—	—	—	—	—	—
Cytisus polytrichus Bieb.	—	IV^{4}	—	—	—	—	—	—	—	—
Cotoneaster integerrimus Medik.	—	IV	—	—	—	—	—	—	—	—
Inula aspera Poir.	—	III	—	—	—	—	—	—	—	—
Характерные виды ассоциации Melico—Paeonietum tenuifoliae										
Melica taurica C. Koch	—	—	—	IV	—	—	—	—	—	—
Cachrys alpina Bieb.	—	—	—	III	—	—	—	—	—	—
Характерные виды ассоциации Asphodelinetum tauricae										
Asphodeline taurica (Pall. ex Bieb.) Kunth	—	—	—	—	III	V^{3}	IV	—	—	—
Salvia scabiosifolia Lam.	—	—	—	—	II	V	II	—	—	—
Характерные виды ассоциации Eryngio—Stipetum ponticae										
Eryngium campestre L.	—	—	—	—	II	II	II	V	V	V
Medicago minima (L.) Bartalini	—	—	—	—	—	—	III	II	III	III
Helianthemum salicifolium (L.) Mill.	—	—	—	—	—	—	II	II	III	II
Aegilops triuncialis L.	—	—	—	—	—	—	—	II	II	IV
Poa bulbosa L.	—	—	—	—	—	—	—	III	II	II

Вид	Класс Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 43									
	Порядок Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. 43									
	союз									
	Carici humilis—Androsacion		Adonidi-Stipion tirsae	Veronici multifidae—Stipion ponticae						
	ассоциации									
	Potentilletum depressae	Stipetum lithophilae	Adonidi—Stipetum tirsae	Melico-Paeonietum tenuifoliae	Asphodelinetum tauricae			Eryngio—Stipetum ponticae		
	субассоциации									
	Typica	Typica	Typica	Typica	Typica	Salvietosum scabiosifoliae	Trigonellosum gladiatae	Stipetosum lessingianae	Typica	Agropyretosum ponticae
	число видов									
	25—40	38—42	40—46	26—33	25—39	27—37	34—42	31—47	22—37	24—38
	число описаний									
	56	12	14	19	65	16	7	74	38	34
Stipa lessingiana Trin. et Rupr.	—	—	—	—	—	—	—	III^{4-5}	III^{4-5}	—
Centaurea diffusa Lam.	—	—	—	—	—	—	—	—	III	II
Bromus squarrosus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	II	III
Muscari neglectum Guss.	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	IV
Дифференциальные блоки видов										
Filipendula vulgaris Moench	IV^{3-4}	V	V	—	—	—	—	II	—	—
Hieracium tephropodum (Zahn) Juxip	II	II	IV	—	—	—	—	—	—	—
Galium verum L.	IV	—	IV	II	—	—	—	—	—	—
Fragaria viridis Duch.	II	II	IV	—	—	—	—	—	—	—
Euphorbia agraria Bieb.	III	—	II	—	—	—	—	—	—	—
Onobrychis jailae Czernova	II	—	II	—	—	—	—	—	—	—
Helianthemum stevenii Rupr. ex Juz. et Pozd.	IV^{3-4}	IV^{3-4}	V^{3-5}	IV^{3-5}	IV^{3-5}	V^{3-5}	II	—	—	—
Anthyllis biebersteiniana Popl.	III	V	IV	V	III	—	—	—	—	—
Inula ensifolia L.	II	II	II	—	II	II	—	—	—	—

Sideritis taurica Steph.	II	IV	II	IV	III	III	—	—	—	—
Genista albida Willd.	II	V^{3-4}	—	III^{3-4}	III^{3-4}	—	—	—	—	—
Festuca rupicola Heuff.	V^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}	IV^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}	V^{4-5}
Bromopsis cappadocica (Boiss. et Bal.) Holub	V^{3-5}	IV^{3-5}	V^{3-5}	V^{3-5}	V^{3-5}	V^{3-5}	IV^{3-5}	IV^{3-5}	III	IV^{3-5}
Teucrium chamaedrys L. s. l.	III	IV^{3-4}	V^{3-4}	V^{3-4}	IV^{3-4}	V^{3-4}	II	IV^{3-4}	V^{3-4}	II
Thymus callieri Borb. s. l.	IV^{3-4}	IV^{3-4}	V^{3-5}	II	IV^{3-4}	III	V^{3-5}	IV^{3-4}	IV^{3-4}	III
Alyssum rostratum Stev.	III	IV	III	IV	III	IV	II	III	IV	—
Medicago falcata L.	IV	—	—	—	III	III	II	IV	III	III
Erysimum cuspidatum (Bieb.) DC.	II	III	—	II	II	IV	II	IV	III	II
Potentilla pedata Nestl.	III	IV	—	II	III	IV	—	III	—	—
Paronychia cephalotes (Bieb.) Bess.	III	IV	II	III	III	III	—	II	—	II
Iberis saxatilis L.	III	IV	—	—	III	II	—	II	—	—
Polygala major Jacq.	III	—	II	II	II	II	II	II	II	—
Pimpinella lithophila Schischk.	III	IV	II	—	III	III	—	II	II	—
Trinia glauca (L.) Dumort.	II	—	III	—	III	II	—	III	—	—
Scorzonera crispa Bieb.	II	V	—	—	IV	III	IV	II	—	—
Teucrium polium L.	—	—	IV^{3-4}	V^{3-4}	IV	IV	V^{3-4}	IV	IV	IV
Poterium polygamum Waldst. et Kit.	—	—	V	—	II	—	—	IV	IV	—
Koeleria cristata (L.) Pers.	—	—	V	—	II	II	—	IV	II	III
Potentilla recta L.	—	—	III	II	II	—	—	III	II	II
Paeonia tenuifolia L.	—	—	IV	IV	—	—	—	—	—	—
Achillea nobilis L.	II	—	III	—	—	—	—	III	III	IV
Poa angustifolia L.	II	—	II	—	—	—	—	II	II	—
Plantago lanceolata L.	II	—	V	—	—	—	—	II	III	IV
Onosma tauricum Pall.	—	—	—	—	II	IV	II	IV	—	—
Leontodon crispus Vill.	—	—	—	—	II	III	III	III	—	—
Fumana procumbens (Dun.) Gren. et Godr.	—	—	—	III	III	IV	IV	—	—	—
Stachys recta L.	—	—	—	—	II	II	—	III	—	—
Iris pumila L.	—	—	—	—	IV	III	—	III	—	—
Stipa capillata L.	—	—	—	—	II^{3-5}	—	—	III^{3-5}	—	—
Linosyris villosa (L.) DC.	—	—	—	—	III	—	—	II	—	III
Onobrychis miniata Stev.	—	—	—	—	IV	—	III	III	—	—
Jurinea stoechadifolia (Bieb.) DC.	—	—	—	—	III^{3-4}	—	—	II^{3-4}	—	II
Linum lanuginosum Juz.	—	—	—	—	II	IV	—	II	—	II
Sedum hispanicum L.	—	—	—	—	II	II	—	II	III	—
Anthemis sterilis Stev.	—	—	—	—	II	III	IV	—	III	—
Falcaria vulgaris Bernh.	—	—	—	—	II	II	—	II	—	—
Linum euxinum Juz.	—	—	—	—	II	II	—	III	—	—
Dianthus capitatus Ball. ex. DC.	—	—	—	—	II	—	—	II	IV	II

Примечание. *Двойной линией* обведены характерные виды, *одинарной* — дифференциальные. Римскими цифрами обозначены классы степени постоянства (1 класс из таблицы исключен), арабскими — средний класс общего проективного покрытия видов-доминантов (3 — до 20%, 4 — 21—50%, 5 > 50%).

Союз Carici humilis—Androsacion выделен на основании семи характерных видов и двух негативно-дифференциальных блоков (*Veronica multifida* и *Paeonia tenuifolia*). Характерные виды *Carex humilis*, *Teucrium jailae*, *Androsace taurica*, *Asperula caespitans*, *Alopecurus vaginatus* не являются типичными степными видами. Это эндемики или виды с дизъюнктивным ареалом, кальцефилы, приуроченные в целом к горным системам или расчлененным формам рельефа степной и лесостепной зон. Наличие дифференциальных блоков *Filipendula vulgaris*, *Helianthemum stevenii*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Festuca rupicola*, состоящих из лугово-степных и кальцефильных видов, и отсутствие блоков *Veronica multifida*, *Paeonia tenuifolia*, *Asphodeline taurica*, *Stipa pontica*, *Agropyron ponticum*, состоящих из понтических и средиземноморских видов, указывает на большее видовое сходство этих степей с луговыми степями лесостепи, чем с настоящими степями степной зоны. Это дериваты плейстоценовых степей, сильно измененные протекавшими в голоцене флорогенетическими процессами. Сообщества этого союза распространены на высоких (800—1500 м над ур. м.) яйлах западной и центральной частей Горного Крыма.

Союз включает 2 ассоциации — Potentilletum depressae и Stipetum lithophilae.

Ассоциация Potentilletum depressae ass. nov. выделена на основании ядра из шести (*Potentilla depressa*, *Trifolium ambiguum*, *Hieracium bauhinii*, *Allium jailae*, *Ajuga orientalis*, *Minuartia hirsuta*) характерных видов и негативно-дифференциального блока *Stipa lithophila*. Характерные виды, как и большинство видов из числа слагающих ассоциацию блоков (*Filipendula vulgaris*, *Festuca rupicola*), являются элементами горных (яйлинских) луговых степей. Кроме того, в ее строении большое участие принимают петрофильные виды, отличающиеся широкой эколого-ценотической амплитудой и высокой активностью (относящиеся к блокам *Helianthemum stevenii*, *Carex humilis*), в то время как петрофилы со стенотопной амплитудой и угасающей активностью практически отсутствуют. Как видно из таблицы, лугово-степные виды (например, *Alopecurus vaginatus*, *Potentilla depressa*) часто более постоянны, а облигатные петрофилы (например, *Anthyllis biebersteiniana*, *Asperula caespitans*, *Helianthemum stevenii*, *Koeleria lobata*, *Pulsatilla taurica*, *Pimpinella lithophila*, *Scorzonera crispa*, *Sideritis taurica*) менее, чем в соседней ассоциации. Ассоциация представлена сообществами горных луговых степей и возникших на их месте томилляров, относящихся к фациям: Potentilletum depressae (P. d.—caricosum humilis, P. d. bromopsidosum cappadocicae, P. d. festucosum rupicolae, P. d. thymosum callieri, P. d. thymosum dzevanovskii, P. d. thymosum taurici, P. d. teucriosum jailae, P. d. helianthemosum stevenii, P. d. elytrigiosum strigosae).

Ассоциация Stipetum lithophilae ass. nov. выделяется по наличию довольно четкого ядра характерных петрофильных эндемичных видов (*Stipa lithophila*, *Cytisus polytrichus*, *Cotoneaster integerrimus*), а также *Inula aspera* и отличается от предыдущей негативно-дифференциальным блоком *Potentilla depressa*, а от последующих — дифференциальным блоком *Carex humilis*, состоящим из видов высоких яйл, и негативно-дифференциальными блоками *Teucrium polium*, *Paeonia tenuifolia*, *Achillea nobilis*, состоящими из видов нижних поясов растительности. Наряду с характерными видами ассоциацию слагают лугово-степные и петрофильные виды блоков *Carex humilis*, *Filipendula vulgaris*, *Helianthemum stevenii*, *Festuca rupicola*. Как отмечалось, степень постоянства многих петрофилов здесь выше, чем в предыдущей ассоциации. Ассоциация объединяет сообщества, относимые к первичным (коренным) петрофитным степям, в которых доминирует *Stipa lithophila*, и томиллярам, а также кратковременные, возникшие на их месте сообщества, представленные фациями Stipetum lithophilae (S. l.) cytisosum polytrichi, S. l. helianthemosum stevenii, S. l. thymosum taurici, S. l. teucriosum jailae, S. l. asphodelinosum luteae.

Союз Adonidi—Stipion tirsae выделен на основе группы характерных видов (*Stipa tirsa*, *Adonis vernalis*, *Cerastium biebersteinii*, *Elytrigia trichophora*), дифференциальных блоков *Filipendula vulgaris*, *Paeonia tenuifolia*, *Teucrium polium* и негативно-дифференциальных блоков *Carex humilis*, *Veronica multifida*. Характерные виды союза — лугово-степной *Stipa tirsa*, часто доминирующий

в степных сообществах невысоких яйл восточной части Горного Крыма и изредка встречающийся в степях предгорий, *Adonis vernalis* — часто встречающийся в степях восточных яйл и редко в других регионах Горного Крыма, *Cerastium biebersteinii* — часто произрастающий на восточных и центральных, реже — на западных яйлах, *Elytrigia trichophora* — обычный вид для восточных яйл и более редкий для других регионов Горного Крыма. Наличие в составе союза характерных видов, с одной стороны, широко распространенных *Stipa tirsa* и *Adonis vernalis*, а с другой — узкого эндемика *Cerastium biebersteinii*, присуще только фитоценонам данного союза в Крыму. В число характерных видов этого союза других регионов могут войти только 2 первые вида, в связи с чем *Cerastium biebersteinii* может быть характерным только для ассоциации Cerastieto—Stipetum tirsae. Анализ характерных видов, как и флористического состава в целом, свидетельствует, что в него входят степные элементы, большинство которых характеризуется высокой активностью, большей степенью постоянства и обилием на невысоких (600—800 м над ур. м.) яйлах восточной части Горного Крыма и пониженной (угасающей) активностью с низкой степенью постоянства и незначительным обилием на более высоких (800—1500 м над ур. м.) западных и центральных яйлах и предгорьях. На Южном берегу Крыма, как правило, эти виды не встречаются. Союз включает лишь одну ассоциацию Cerastieto—Stipetum tirsae.

Ассоциация Cerastieto—Stipetum tirsae ass. nova выделена на основании наличия ядра из четырех видов: лугово-степных *Adonis vernalis*, *Stipa tirsa*, степного *Elytrigia trichophora* и эндемичного петрофильного *Cerastium biebersteinii*. Она отделена от предыдущей ассоциации союза Carici humilis—Androsacion довольно мощными дифференциальными (*Teucrium polium*, *Paeonia tenuifolia*, *Achillea nobilis*) и негативно-дифференциальными (*Carex humilis*, *Stipa lithophila*) блоками. Граница с последующей ассоциацией нечеткая и обусловлена дифференциальным (*Filipendula vulgaris*) и негативно-дифференциальными (*Veronica multifida*, *Melica taurica*) блоками. Наряду с характерными видами, отличающимися довольно узкой эколого-ценотической амплитудой, ассоциацию образуют как встречающиеся во всех поясах Горного Крыма виды с широкой эколого-ценотической амплитудой (блоки *Filipendula vulgaris*, *Helianthemum stevenii*, *Festuca rupicola*), так и распространенные главным образом в нижних поясах растительности виды блока *Teucrium polium*. Сообщества этой ассоциации встречаются на невысоких (600—800 м над ур. м.) яйлах восточной части Горного Крыма и представлены коренной фацией Cerastieto—Stipetum tirsae stiposum tirsae и сформировавшимися на ее месте группировками Cerastieto—Stipetum tirsae (C.—S. t.) festucosum rupicolae, C.—S. t. bromopsidosum cappadocicae, C.—S. t. teucriosum chamaedrycis, C.—S. t. thymosum callieri, C.—S. t. thymosum taurici, C.—S. t. helianthemosum stevenii и другими, подробно описанными в работе Ю. Р. Шеляга-Сосонко и Я. П. Дидуха (Шеляг-Сосонко, Дідух, 1978).

Союз Veronici multifidae—Stipion ponticae выделен на основании довольно большой группы характерных видов и отграничен от соседнего негативно-дифференциальными блоками *Stipa tirsa* и *Filipendula vulgaris*. Для предгорий и Южного берега Крыма характерны средиземноморские виды, не поднимающиеся на яйлы. Многие из них — облигатные петрофилы, что обусловливает специфику крымских горных степей по сравнению с равнинными. Флористический состав этих степей слагают виды блоков *Veronica multifida*, *Melica taurica*, *Asphodeline taurica*, *Eryngium campestre*, *Helianthemum stevenii*, *Festuca rupicola*, *Teucrium polium*, *Paeonia tenuifolia*, *Onosma tauricum*, что свидетельствует о формировании его как из средиземноморского, так и понтического центров. Сообщества союза приурочены к восточной части Южного берега, предгорьям и средней части северных макросклонов Крыма. Союз включает 3 ассоциации: Melico—Paeonietum tenuifoliae, Asphodelinetum tauricae и Eryngio—Stipetum ponticae.

Ассоциация Melico—Paeonietum tenuifoliae ass. nov. отличается очень слабым ядром характерных видов *Melica taurica* и *Cachrys alpina*. От предыдущей ассоциации ее отделяют дифференциальный блок (*Veronica multifida*) и негативно-дифференциальные блоки (*Stipa tirsa*, *Filipendula vulgaris*), а от после-

дующей — как дифференциальные (*Paeonia tenuifolia*), так и негативно-дифференциальные (*Asphodeline taurica*, *Onosma tauricum*) блоки. Описываемую ассоциацию образуют степные виды яйлы и нижних поясов растительности с широкой эколого-ценотической амплитудой и высокой активностью, наряду с которыми есть виды с узкой амплитудой и угасающей активностью (*Cachrys alpina*, *Paeonia tenuifolia*). Ассоциация выделена на основании описаний, сделанных в западной части северного макросклона (500—700 м над ур. м.) Главной Крымской гряды (горы Сююр-Кая, Бойко, Шакир-Кая и др.). Сообщества представлены фациями Melico—Paeonietum tenuifoliae (M.—P. t.) festucosum rupicolae, M. — P. t. bromopsidosum cappadocicae, M.—P. t. teucriosum chamaedrycis, M.—P. t. thymosum callieri, M.—P. t. helianthemosum stevenii.

Ассоциация Asphodelinetum tauricae ass. nov. обособлена нечетко выраженным ядром характерных видов (*Asphodeline taurica*, *Salvia scabiosifolia*, *Cephalaria coriacea*), отделяющих ее от предыдущей ассоциации, и мощными дифференциальным (*Onosma tauricum*) и негативно-дифференциальным (*Paeonia tenuifolia*) блоками, и от последующей — дифференциальным (*Helianthemum stevenii*) и негативно-дифференциальными (*Eryngium campestre*, *Achillea nobilis*) блоками. Характерные виды — облигатные петрофилы, имеют сравнительно узкий ареал (*Asphodeline taurica*, *Salvia scabiosifolia*, *Cephalaria coriacea*) и в генетическом отношении тесно связаны с томиллярами Средиземноморья. Флористический состав ассоциации слагают виды блоков *Asphodeline taurica*, *Helianthemum stevenii*, *Veronica multifida*, *Festuca rupicola*, *Onosma tauricum*, *Teucrium polium*, включающие главным образом петрофилы, реже — типичные степные виды. Отсутствие блоков *Filipendula vulgaris*, *Stipa tirsa*, *Eryngium campestre*, *Paeonia tenuifolia*, *Achillea nobilis*, состоящих из видов, произрастающих на хорошо развитых почвах, подчеркивает экологическую приуроченность группировок ассоциации к каменистым субстратам. В состав ассоциации включено 3 субассоциации: Asphodelinetum tauricae (A. t.) typica (северные предгорья восточной и центральной части Горного Крыма), A. t. salvietosum scabiosifoliae (восточная часть Горного Крыма — Карадаг, Агармыш) и A. t. trigonellosum gladiatae (северные предгорья западной части Горного Крыма). Последняя хотя и заслуживает ранга ассоциации, однако не может быть выделена в силу недостаточного количества геоботанических описаний (7 описаний). Сообщества этой ассоциации распространены фрагментарно и обычно не занимают больших площадей. Они представлены фациями, как широко распространенными в составе других ассоциаций горных томилляров, в которых злаковая основа уже отсутствует (A. t. teucriosum chamaedrycis, A. t. thymosum callieri, A. t. thymosum taurici, A. t. helianthemosum stevenii и др.), так и характерными только для данной ассоциации (A. t. teucriosum polii, A. t. asphodelinosum tauricae, A. t. jurinosum stoechadifoliae, A. t. artemisiosum caucasicae и др.)

Ассоциация Eryngio—Stipetum ponticae ass. nov. отличается нечетко выраженным ядром характерных видов, в основном III—II классов постоянства, а также дифференциальным (*Achillea nobilis*) и негативно-дифференциальными блоками (*Asphodeline taurica*, *Helianthemum stevenii*). Характерные виды представлены как средиземноморскими малолетниками (*Medicago minima*, *Helianthemum salicifolium*, *Poa bulbosa*, *Centaurea diffusa*, *Bromus squarrosus*, *Aegilops triuncialis*), так и многолетними геофитами (*Muscari neglectum*) и степными многолетними видами (*Eryngium campestre*, *Stipa lessingiana*), что отражает переходный характер этих степей от настоящих степей степной зоны к степям средиземноморского типа. Это подтверждается особенностями видового состава ассоциации в целом, включающей блоки *Veronica multifida*, *Festuca rupicola*, *Teucrium polium* и отсутствием блоков *Helianthemum stevenii*, *Filipendula vulgaris*, *Asphodeline taurica*, *Carex humilis*, включающих петрофилы и лугово-степные виды.

В состав ассоциации входят 3 субассоциации, отличающиеся друг от друга лишь диагностическими блоками, что обусловлено не географическими, а только эдафическими различиями между ними: субассоциация Eryngieto—Stipetum ponticae (E.—S. p.) stipetosum lessingianae объединяет распространенные в нижних поясах растительности коренные и производные сообщества на хорошо развитых черноземных почвах; субассоциация E.—S. p. typica — произ-

водные сообщества на развитых почвах; субассоциация E.—S. p. agropyretosum ponticae — производные сообщества на самых эродированных смытых почвах. В ассоциацию входят как широко распространенные в степях Горного Крыма фации (E.—S. p. stiposum capillatae, E.—S. p. stiposum lessingianae, E.—S. p. festucosum rupicolae, E.—S. p. bromopsidosum cappadocicae, E.—S. p. thymosum callieri), так и присущие только ей (E.—S. p. stiposum ponticae, E.—S. p. agropyrosum pontici, E.—S. p. bothriochlosum ischaemi, E.—S. p. aegilopsosum triuncialis).

Использованная нами классификация растительности, построенная на основе последовательного применения фитоценотических признаков видов, позволила объединить все фитоценоны степей и томилляров Горного Крыма в 3 союза, сообщества которых занимают различные высотные пояса: Carici humilis—Androsacion — высокие (800—1500 м. над ур. м.) яйлы, Adonidi—Stipion tirsae — низкие (600—800 м над ур. м.) яйлы, Veronici multifidae—Stipion ponticae — предгорья и восточная часть Южного берега Крыма. С одной стороны, это отражает высотную поясность степей и томилляров Горного Крыма, с другой — свидетельствует о наибольшей значимости климатического фактора (через орографию) в дифференциации растительного покрова. В состав союзов входит 6 ассоциаций и 10 субассоциаций, различие между которыми обусловлено главным образом географическими (региональными) и эдафическими (влажность и мощность почв) факторами. Фации выделены на основе доминирования видов. Различие их видового состава и структуры в пределах одной ассоциации обусловлено степенью воздействия антропогенного фактора и локальными экологическими условиями. При этом наряду со специфическими для каждой ассоциации фациями формируются и сходные (конвергентные): например Potentilletum depressae festucosum rupicolae, Cerastieto—Stipetum tirsae festucosum rupicolae, Melico—Paeonietum tenuifoliae festucosum rupicolae, Eryngio—Stipetum ponticae festucosum rupicolae, в сообществах которых доминирует *Festuca rupicola*; Potentilletum depressae bromopsidosum cappadocicae, Cerastieto—Stipetum tirsae bromopsidosum cappadocicae, Melico—Paeonietum tenuifoliae bromopsidosum cappadocicae, Eryngio—Stipetum ponticae bromopsidosum cappadocicae, в сообществах которых доминирует *Bromopsis cappadocica*; Potentilletum depressae helianthemosum stevenii, Stipetum lithophilae helianthemosum stevenii, Cerastieto—Stipetum tirsae helianthemosum stevenii, Melico—Paeonietum tenuifoliae helianthemosum stevenii, Asphodelinetum tauricae helianthemosum stevenii, в сообществах которых доминирует *Helianthemum stevenii*, и др. Последнее обусловлено довольно широкой эколого-ценотической амплитудой и высокой активностью на территории всего Горного Крыма ряда доминантов (*Festuca rupicola*, *Bromopsis cappadocica*, *Teucrium chamaedrys*, *Helianthemum stevenii*). Усиление антропогенного пресса в горных условиях приводит к локальной дифференциации экониш, выпадению из травостоя низкоактивных и толерантных к пасквальной нагрузке видов. Такие сукцессионные процессы нивелируют региональную (географическую) и усиливают локальную (экологическую) дифференциацию растительного покрова.

Томилляры хотя и отличаются от степей структурой организации сообществ, но, как видно из изложенного, флористически еще недостаточно отграничены и выделяются на уровне ассоциаций (Asphodelinetum tauricae и Stipetum lithophilae) и фаций. Это, с одной стороны, объясняется тем, что различия их формирования обусловлены эдафическими факторами, а с другой — подтверждает высказанную нами (Дідух, 1981) ранее точку зрения, согласно которой большинство ценозов томилляров, сложенных из древних петрофитных видов, возникли в Горном Крыму сравнительно недавно на месте степей под влиянием хозяйственной деятельности человека.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., Наука.— Василевич В. И. (1975). Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. Бот. ж., 60, 5. — Вульф Е. В. (1925). Растительность восточных яйл Крыма, их мелиорация и хозяйственное использование. М., Новая деревня. — Вульф Е. В. (1948). Крым-

ская яйла и ее растительность. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 25. — Голубев В. М. (1968). Аспект рослинності Кримської яйли. Укр. бот. ж., 25, 2. — Голубев В. Н. (1969). О восстановительной смене растительности Никитской яйлы в условиях заповедного режима. Бюл. Гос. Никит. бот. сада, 3 (10). — Дідух Я. П. (1981). Томіляри Гірського Криму. Укр. бот. ж., 38, 4. — Дидух Я. П. (1982). Проблемы активности видов растений. Бот. ж., 67, 7. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. ж., 52, 8. — Лавренко Е. М. (1980). Крымско-кавказско-западноиранские горные степи. В кн.: Растительность европейской части СССР. Л., Наука. — Миркин Б. М. (1968). Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов. Бот. ж., 53, 6. — Миркин Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — Миркин Б. М. (1981). Методологические вопросы классификации растительности. Журн. общ. биол., 52, 6. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — Міркін Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1979). Актуальні питання класифікації рослинності. Укр. бот. ж., 36, 6. — Привалова Л. А. (1956). Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 26. — Привалова Л. А. (1958). Растительный покров нагорий Бабугана и Чатыр-Дага. Общее заключение по всему Крымскому нагорью. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 28. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М., Изд. МГУ. — Станков С. С. (1939). О нагорных и степных ксерофитах Южного Крыма в связи с географической изменчивостью можжевеловых лесов между Ласпи и Карадагом. Бот. ж., 24, 5—6. — Станков С. С. (1941). Еще о географической изменчивости можжевеловых лесов Южного Крыма между Ласпи и Карадагом. Бот ж., 26, 2—3. — Сукачев В. Н. (1948). Советское направление в фитоценологии. Вестн. АН СССР, 2. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., Наука. — Уиттекер Р. (1980). Сообщества и экосистемы. М., Прогресс. — Чернова Н. М. (1951). Растительный покров западных яйл и их хозяйственное использование. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 25. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дідух Я. П. (1978). Ковилові степи кримських яйл. Укр. бот. ж., 35, 1. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. (1980). Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Киев, Наукова думка. — Шенников А. П. (1956). Заметки о методе классификации растительности по Браун-Бланке. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. М.; Л., Изд. АН СССР. — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2. Aufl. Wien. — Braun-Blanquet J. (1961). Die inneralpine Trockenvegetation. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. — Horvat I., Glavač V., Ellenberg H. (1974). Vegetation Südosteuropas. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. — Klika J. (1955). Nauka o rostlinných společenstvech (Fytocenologie). Nakladatelství Československé Akademie Ved., Praha. — Mueller-Dombois D., Ellenberg H. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley et Sons, N. Y. etc. — Scamoni A. (1954). Zur Frage der Charaktenarten in der Vegetationskunde. Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin, Math. Nat. Reihe. — Scamoni A., Passarge H. (1963). Einführung in die praktische Vegetationskunde. Gustav Fischer Verlag. Jena. — Soó R. (1959). Systematische Übersicht der Pannonischen Pflanzengesellschaften. 11. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 5, 3—4.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 23 III 1982.

SUMMARY

The phytocoenones of steppes and tomillares in Mountain Crimea established by the method of consecutive use of the width of the ecological-coenotic amplitude of species, the degree of their constancy and the indicators of their general projective coverage in Braun-Blanquet system, belong to the class Festuco—Brometea, the order Festucetalia valesiacae, union Carici humilis-Androsacion (associations Potentilletum depressae, Stipetum lithophilae), Adonidi-Stipion tirsae (association Adonidi-Stipetum tirsae), Veronici multifidae-Stipion ponticae (associations Melico-Paeonietum tenuifoliae, Asphodelinetum tauricae, Eryngio-Stipetum ponticae). For each association the specific and convergent facia are established based on the dominant species. The phenomenon of convergence is caused by the wide ecological-coenotic amplitude and by the high activity of certain dominants. The successions caused by the impact of the anthropogenic factor lead to levelling of the regional (geographic) and to the increase of the local (ecological) differentiation of the vegetational cover.

УДК (018) : 005 : 58

Я. Л. Пааль, С. Ф. Колодяжный

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА ПЕРЕХОДОВ МЕЖДУ СИНТАКСОНАМИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

YA. L. PAAL', S. F. KOLODYAZHNY. QUANTITATIVE METHODS OF ANALYSIS OF TRANSITIONS BETWEEN THE SYNTAXA OF VEGETATION

Рассматриваются проблемы соседства синтаксонов в многомерном признаковом пространстве, промежуточности отдельных фитоценотических описаний, зоны перехода между синтаксонами. Предлагаются определения этих понятий и количественные методы их анализа. Применение методов демонстрируется на примере массива фитоценотических описаний напочвенного покрова лесов средней тайги.

Углубленное изучение таксономического континуума растительности (Василевич, 1962) невозможно только на основе ординации, разные варианты которой являются до сих пор единственными методами его исследования. Нами сделана попытка разработать некоторые новые методы для анализа непрерывности—дискретности результатов классификации фитоценотических описаний. На их основе одновременно дается формальное определение таких важных для общей теории классификации понятий, как таксономическое соседство, зона перехода между синтаксонами и промежуточность отдельных объектов.

Массив данных, используемый для демонстрации этих методов, состоит из 431 количественных описаний растительности, собранных в зоне средней тайги, в Карелии, на территории заповедника «Кивач». Для обеспечения их репрезентативности была использована стратифицированная случайная выборка мест закладки пробных площадей (5×20 м) по всей территории заповедника (10 460 га). В пределах каждого основного природного комплекса — грядового, всхолмленной моренной равнины и водно-ледниковой волнистой равнины — установили 4 трансекты; пробные площади размещали по ним длинной стороной перпендикулярно к направлению трансекты с интервалом 30 м. Учитывая известные трудности изображения в единой шкале обилия сильно различающихся биоморф (мхи, травянистые растения, кустарнички, кустарники, деревья), в настоящей работе приводятся только результаты анализа напочвенного покрова (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов). Проективное покрытие видов определяли по методу точечных площадок (Грейг-Смит, 1967). На каждой из площадей делали не менее 200 вертикальных проколов иглами диаметром 1.8 мм.

В грядовом природном комплексе, где часто обнажены породы кристаллического основания территории, на вершинах гряд (сельг) произрастают в зависимости от глубины почвы сосняки от верескового до черничного типов. Положительные элементы рельефа, покрытые слоем ледниковых отложений, заняты сосняками, ельниками, а местами — мелколиственными лесами черничного и травяного типов. В понижениях, сложенных крупнообломочным материалом кристаллических пород и перекрытых послеледниковыми отложениями, распространены заболоченные еловые и мелколиственные леса.

Бóльшая часть моренной равнины перекрыта слоем озерно-ледниковых суглинков и ленточных глин. Преобладают ельники разной степени заболачивания и болота переходного типа. В последних состав древостоя обычно смешанный, очень редко встречаются черноольшаники. На плакорных участках располагаются ельники и елово-сосновые насаждения черничного типа.

На озах и камах водно-ледниковой равнины распространены в основном сосняки брусничного и черничного типов. Пониженные участки между ними заняты сосняками долгомошниками и верховыми болотами.

Необходимо подчеркнуть, что проявление непрерывности синтаксонов зависит от используемого метода классификации. Применив различные алгоритмы, мы получаем всегда в какой-то мере различающиеся классификации, которым свойственна и различная структура взаимоотношений между синтаксонами. Обработка одного и того же массива данных несколькими алгоритмами классификации позволяет раскрыть различные характеристики континуума.

В рамках данного примера описания растительности классифицировали на основе комбинированного метода, этапы которого состоят в следующем: 1) вычисляется матрица евклидовых расстояний между описаниями с учетом обилия (проективного покрытия) видов, 2) строится граф-дендрограмма по методу минимально покрывающего дерева (Оре, 1980), 3) для выделения синтаксонов задается динамически изменяющийся пороговый коэффициент. При этом: а) вычисляется среднеквадратичная длина ребер графа $\bar{D}$; б) устраняется самое длинное ребро, если его значение оказалось больше, чем $q\bar{D}$ (q — пороговый коэффициент); в) для каждого полученного подграфа цикл вычислений повторяется до тех пор, пока не заканчивается устранение ребер, т. е. больше групп не выделяется (Пааль, Колодяжный, 1981). После этого определяются центры всех синтаксонов и далее уточняется положение каждого объекта в системе классификации относительно этих центров. Для каждого объекта вычисляется его евклидово расстояние до центров всех групп (центров тяжести), и объект считается принадлежащим к той группе, центр которой ему ближе. После такой операции для всех групп определяются координаты новых центров и обработку повторяют до тех пор, пока структура не стабилизируется (не наступит равновесие) (Jancey, 1966).

В табл. 1 представлены основные виды, имеющие в каком-либо синтаксоне среднее проективное покрытие 5.0% и более. Для того чтобы не перегружать статью рассмотрением многих мелких синтаксонов, в данном случае использовали относительно большой пороговый коэффициент (q=1.96).

Доминантами первого синтаксона являются *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*. Древостой состоит из сосны *Pinus sylvestris* L. Эту группу фитоценозов можно назвать чернично-зеленомошной. Типичные местообитания сообществ данной группы — суходолы и плакоры с подзолистыми иллювиально-железистыми почвами на озерно-ледниковых песках или супесях; они распространены также на вершинах сельг на малоразвитых скальных почвогрунтах.

Фитоценозы второго синтаксона приурочены к торфянисто-глеевым почвам, где ленточные тяжелые суглинки начинаются в среднем с глубины 13 см. По характерным доминантам — *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune* — это группа чернично-долгомошная. В древостое, кроме ели *Picea abies* (L.) Karst., довольно много березы *Betula pendula* Roth.

Третий синтаксон объединяет растительные сообщества на перегнойно-глеевых почвах с проточным увлажнением. В напочвенном покрове доминирует таволга *Filipendula ulmaria*, под ней *Carex loliacea*, *C. disperma*, *C. vaginata*. Суходольные виды растут на кочках. Древесный ярус образуют береза и ель, иногда — ольха черная *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

Четвертый синтаксон — осоковый. Облик этих сообществ определяет *Carex caespitosa*. Мощность торфяной залежи, на которой встречаются такие фитоценозы, обычно больше 1 м. Древостой смешанный — в нем участвуют ель, сосна, березы *Betula pendula*, *B. pubescens* Ehrh.

В пятый синтаксон входят сообщества на почвах с относительно хорошей аэрацией и трофностью. В почвенном профиле, как правило, выражен гумусовый горизонт. Средняя мощность его по всем описаниям группы — 2.7 см. Видовой состав этого синтаксона содержит, кроме обычных элементов лесного разнотравья, и ряд неморальных и субнеморальных видов — *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Angelica sylvestris* L., *Actaea spicata* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. и др. Древесный ярус сообществ полидоминант-

ТАБЛИЦА 1

Основные виды синтаксонов и их среднее проективное покрытие

Вид	Синтаксон							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Aconitum septentrionale Koelle	—	—	1.8	—	1.0	—	20.2	—
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	9.3	7.7	2.0	0.4	37.2	—	4.0	0.5
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	3.1	7.8	9.7	0.4	2.2	3.2	9.8
Carex cespitosa L.	—	—	3.2	42.4	—	1.6	—	1.1
C. disperma Dew.	—	0.1	5.0	2.7	—	0.5	—	0.2
C. globularis L.	1.1	29.0	5.3	1.4	0.3	9.5	—	48.9
C. loliacea L.	—	0.3	6.4	4.9	—	0.8	—	0.7
C. pauciflora Lightf.	—	—	—	—	—	5.0	—	0.5
C. vaginata Tausch	0.1	1.0	6.3	3.7	0.1	2.1	—	3.3
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	—	0.5	0.2	0.5	—	9.1	—	1.1
Convallaria majalis L.	0.8	0.3	1.9	1.2	7.5	0.1	3.0	0.1
Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata	—	—	—	—	—	—	58.5	—
Equisetum palustre L.	—	0.4	3.5	6.4	—	1.3	—	0.5
E. pratense Ehrh.	0.1	0.7	9.7	5.7	0.5	—	0.7	0.5
E. sylvaticum L.	0.5	4.8	11.4	3.2	1.6	6.8	0.5	12.6
Eriophorum vaginatum L.	—	—	—	—	—	23.8	—	1.0
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	—	1.0	16.5	12.5	0.3	—	13.3	0.3
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	0.7	1.9	5.0	0.1	3.8	—	6.0	0.1
Ledum palustre L.	0.1	1.0	0.1	1.3	—	14.4	—	2.6
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	7.5	5.7	—	1.3	9.2	—	—	0.8
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	3.2	2.8	4.3	2.0	7.4	0.2	7.2	0.9
Oxalis acetosella L.	0.9	0.7	5.6	2.0	4.5	—	5.5	0.1
Oxycoccus palustris Pers.	—	—	0.3	0.9	—	5.5	—	0.6
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt	—	0.1	1.0	0.2	0.1	—	11.0	—
Phragmites australis (Cav.) Trin.	—	—	0.7	5.8	—	0.7	—	0.8
Rubus saxatilis L.	1.1	1.5	3.4	2.1	8.0	0.1	2.0	0.6
Vaccinium myrtillus L.	29.8	19.7	3.5	3.2	15.4	8.4	0.2	10.5
V. vitis-idaea L.	18.4	15.0	6.5	5.9	4.7	3.7	0.8	9.5
Dicranum undulatum Ehrh. ex Web. et Mohr.	5.7	1.4	0.3	—	0.9	—	—	0.6
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	12.7	9.5	4.5	2.7	5.5	0.4	0.8	1.8
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	32.6	13.5	3.9	4.5	6.2	3.0	0.5	6.9
Polytrichum commune L.	1.4	16.2	0.1	—	0.6	1.9	—	12.5
Sphagnum sp. sp.	0.4	11.1	13.8	28.1	0.1	80.7	—	59.9
Число описаний	133	33	63	12	145	18	2	25
Среднеквадратичное расстояние объектов от центра	33.7	39.3	41.3	36.5	35.3	45.2	23.8	40.2

ный. В нем местами эдификатором является осина *Populus tremula* L. С учетом основного доминанта травяно-кустарничкового яруса назовем этот синтаксон разнотравно-вейниковым.

Шестой синтаксон представляют верховые болота.

Седьмой синтаксон состоит только из двух, довольно редких на территории исследования сообществ, которые приурочены к нижним пологим участкам грядового комплекса, где накапливаются элювиальные наносы с верхних частей рельефа. Доминанты напочвенного покрова — *Diplazium sibiricum* и *Aconitum septentrionale*. Древостой из ели с единичными осинами.

Восьмой синтаксон по видовому составу, а также по характерным для его сообществ экологическим условиям напоминает второй синтаксон. Различие состоит в том, что местопроизрастаниям фитоценозов восьмого синтаксона свойственна значительно большая мощность торфяной залежи — в среднем 38.0 см. Этим объясняются обилие сфагновых мхов и резкое доминирование *Carex globularis*.

Если сравнить среднеквадратичные расстояния объектов каждого синтаксона от своего центра (табл. 1), видно, что внутригрупповая изменчивость двух больших синтаксонов (первый и пятый), фитоценозы которых встречаются на

повышенных участках рельефа или на плакорах, небольшая. Внутригрупповое варьирование заболоченных и болотных синтаксонов больше, несмотря на значительно меньшее число описаний в них.

Судя по табл. 2, ближайшими по списку видов и их среднему обилию оказываются последовательно синтаксон первый и второй, второй и третий, третий и четвертый. Пятому синтаксону довольно близки первый, второй и третий синтаксоны. Седьмой, аконитово-папоротниковый синтаксон значительно удален от всех остальных. То же самое можно отметить по поводу шестого и восьмого синтаксонов (верховые болота и переходные осоково-сфагновые болота), но между собой эти синтаксоны относительно близки.

ТАБЛИЦА 2

Евклидовы расстояния между центрами синтаксонов

Синтаксон							
2	40.9						
3	53.4	44.1					
4	70.2	63.4	44.9				
5	46.2	49.6	49.3	68.8			
6	97.1	83.2	78.5	76.2	96.9		
7	82.1	79.6	67.7	83.3	75.4	109.6	
8	87.3	56.7	69.7	74.8	89.5	55.3	104.3
Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7

Обычно, когда говорят о переходах между полученными при классификации группами, подразумевают существование промежуточных объектов между определенными парами близлежащих, соседних групп. При эвристической классификации фитоценотических описаний реальное число синтаксонов, к которым можно было бы отнести какое-нибудь спорное описание, значительно меньше общего числа классов, но определения, сколько и какие синтаксоны следует считать соседними, пока нет. Для того чтобы это сделать, рассмотрим (как и при расчетах расстояний между центрами синтаксонов) классифицируемые объекты (описания) как точки в многомерном евклидовом пространстве, осями которого являются учитываемые признаки (виды), а координаты каждого объекта устанавливаются соответственно оценкам обилия видов (Goodall, 1953; Василевич, 1962). Пусть набор описаний разделен на n кластеров, центр i-го кластера обозначим как c_i, x_i соответствует произвольному элементу этого кластера ($x_i \in I$), $R(x, y)$ — функция расстояния между точками x и y. Кластер J считается соседним к кластеру I, если существует хотя бы один элемент $x_i \in I$, удовлетворяющий равенству

$$\min_{v \neq i} R(x_i, c_v) = R(x_i, c_j). \quad (1)$$

Другими словами, кластер J является соседним к кластеру I, если среди объектов I найдется такой, расстояние от которого до центра J-го кластера не больше, чем до центров других кластеров.

Для того чтобы в соответствии с приведенным определением выявить структуру соседства исследуемой совокупности данных, вычисляют расстояние от каждого объекта до центра каждой группы, кроме кластера, к которому принадлежит сам объект. При этом разумеется для многих объектов какой-нибудь анализируемой группы ближайшим может быть центр одной и той же группы.

Результаты анализа представляются в виде так называемой матрицы соседства, где для каждого кластера указывают номера соседних кластеров и число объектов, ближайших к определенному соседу (табл. 3). Эти данные позволяют определить локальное окружение каждого синтаксона, указать основные направления их таксономической непрерывности, а также установить главные экологические факторы, детерминирующие внутригрупповую изменчивость анализируемых синтаксонов.

Можно сказать, что матрица соседства хорошо соответствует как субъективным представлениям о сходстве рассматриваемых синтаксонов, так и матрице расстояний между их центрами (табл. 2). Для объектов чернично-зеленомош-

ТАБЛИЦА 3

Матрица соседства синтаксонов

Анализируемый синтаксон	Число объектов, для которых данный синтаксон является соседним							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	90	6	—	37	—	—	—
2	14	—	6	—	6	—	—	7
3	2	14	—	31	15	—	—	1
4	1	—	10	—	—	1	—	—
5	81	2	62	—	—	—	—	—
6	—	—	1	—	—	—	—	17
7	—	—	2	—	—	—	—	—
8	—	12	—	—	—	13	—	—

ного синтаксона основными соседями являются синтаксоны второй и пятый. Это свидетельствует о том, что для сообществ первого синтаксона характерно варьирование в направлении более влажных местообитаний, которые свойственны объектам второго синтаксона, а также в направлении экотопов с лучшей трофностью — пятый синтаксон.

«Голоса соседства» описаний второго синтаксона разделяются между первым, третьим, пятым и восьмым синтаксонами. По-видимому, если эти синтаксоны ординировать по градиентам влажности и трофности почв, то второй синтаксон находился бы где-то в середине обоих градиентов. На основе этого можно предполагать, что относительно соседних с ним синтаксонов он имеет сильно выраженные переходы.

Основные соседи третьего синтаксона — второй, четвертый и пятый — указывают, что изменчивость таволговых сообществ направлена по градиентам глубины и проточности грунтовых вод — от разнотравно-вейникового к осоковому. То же самое касается и фитоценозов четвертого (осокового) синтаксона, для большинства которых соседом оказывается третий (таволговый) синтаксон.

Описания пятого, разнотравно-вейникового синтаксона ближе к центрам синтаксонов чернично-зеленомошного и таволгового. Это позволяет заключить, что ведущим фактором, определяющим варьирование сообществ внутри синтаксона, является режим влажности.

Для большинства объектов шестого синтаксона (сообщества верхового болота) соседним является восьмой синтаксон, фитоценозы которого приурочены, как уже сказано, к торфянистым почвам.

Фитоценозы седьмого синтаксона ближе всего третьему синтаксону. Это логично, так как у обоих много общих видов, некоторое сходство наблюдается также в экологических условиях — высокий уровень и подвижность грунтовых вод, хотя генезис и морфология почв существенно различаются.

Восьмой синтаксон имеет как по матрице соседства, так и по матрице расстояний между центрами среднее положение относительно сообществ верхового и осоково-переходного болот. Варьирование фитоценозов данного синтаксона связано отчасти с подвижностью грунтовых вод, отчасти — с доступностью для растений почвенных минеральных элементов.

Предлагаемое нами понятие соседства несимметрично: когда кластер J является соседом кластера I, то I не обязательно будет соседом для J. Если дополнить определение до симметричного, то 2 кластера считают соседними, когда хотя бы один из них оказывается по отношению к другому соседним в приведенном выше смысле.

Некоторые методы классификации выделяют иногда синтаксоны, в которых объекты располагаются в виде цепочки, и тогда может оказаться, что хотя центр такого кластера находится довольно далеко от центра анализируемого синтаксона, между ними все-таки существует переход. Учитывая это, можно, конечно, определить соседство и на основе расстояний объектов анализируемого синтаксона до объектов, а не до центров остальных кластеров. Однако это связано

с резким возрастанием объема вычислительных работ. При возникновении указанной ситуации более рационально такой переход анализировать отдельно, дополнительно к анализу переходов в сторону центров соседних синтаксонов, определенных соответственно выражению (1).

Установив таким образом для каждого кластера его соседей, приступаем к анализу конкретных переходов между синтаксонами. Формальное определение перехода — задача довольно трудная. Понятно, что он образуется за счет промежуточных объектов, которым свойственны признаки обоих соседних кластеров. В то же время очевидно, что, с одной стороны, эти промежуточные объекты вряд ли расположены прямо на оси, соединяющей центры соседних синтаксонов. С другой стороны, несмотря на то что часть объектов может находиться довольно далеко от оси, соединяющей центры, все-таки каждый из них должен иметь некоторую долю общих или промежуточных признаков, иначе эти объекты располагались бы от центра анализируемого синтаксона не в сторону данного соседнего кластера, а в противоположную от него.

Учитывая приведенные обстоятельства, для установления и характеристики переходов между синтаксонами мы предлагаем метод проекции объектов на ось, соединяющую их центры. Промежуточный характер отдельных объектов оцениваем по удаленности их проекций от центра анализируемого кластера.

Отметим, что при анализе переходов соседство следует рассматривать односторонне от анализируемой группы. Соседний кластер может часто состоять лишь из одного-двух объектов, и изучать непрерывность в таком случае бессмысленно. Когда же соседний синтаксон достаточно велик и анализируемый синтаксон является его соседом, структура переходов определяется, разумеется, с двух сторон, но для каждого раздельно.

Если классификация более или менее естественная, то в зоне перехода между синтаксонами плотность проекций точек на ось, проходящую через их центры, должна быть меньше, чем около центров синтаксонов. Действительно ли это так и насколько сильно выражен переход, можно наглядно представить, если построить кривую, показывающую распределение вероятностей проекций всех объектов анализируемого синтаксона. Мы в этих целях использовали метод «парзеновского окна» (Дуда, Харт, 1976).

Значительное преимущество данного метода по сравнению с обычным способом построения гистограммы плотности распределения состоит в том, что его можно применять и в случае небольшого числа точек (формально даже при $n=3$). Возможность использования этого метода при малых n объясняется тем, что в нашей работе не поставлена задача графически изображать некое генеральное распределение. Цель состоит в получении сглаженной характеристики плотности распределения проекций конкретного множества точек. Метод парзеновского окна дает кривую, которая не обрывается на месте проекций крайних точек этого множества, а постепенно затухает. Скорость затухания зависит при этом от концентрации точек на периферии множества, т. е. в зоне гипотетически возможного перехода.

Плотность распределения вероятности проекций объектов анализируемого синтаксона на ось, проходящую через его центр и центр сравниваемого синтаксона, вычисляется по формуле

$$\check{p}(x)=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{1}{h}\varphi\left(\frac{x-x_i}{h}\right), \qquad (2)$$

где $\check{p}(x)$ — оценка плотности распределения $p(x)$ в точке x, φ — функция окна, h — параметр сглаживания (ширина окна), n — количество точек в группе, x_i — проекция i-й точки на ось. В качество функции окна принимается плотность нормального распределения.

Понятно, что если h очень велико, то $p(x)$ есть наложение n широких, медленно меняющихся функций и служит очень сглаженной, «несфокусированной» оценкой $p(x)$; если же h мало, то $p(x)$ дает n резких выбросов с центрами в точках x_i — получаем чрезмерно колеблющуюся оценку $p(x)$. В связи с этим ширину окна мы выбирали на основе выражения

$$h = s\left(0.05 + \frac{1}{n}\right), \qquad (3)$$

где s — стандартное отклонение проекций точек.

Соотношение (2) выражает оценку $p(x)$ как среднее значение функций от x и проекции x_i. По существу функция окна используется для интерполяции, причем каждая проекция влияет на оценку в зависимости от ее расстояния до x.

Плотность вероятности распределения проекций в настоящей работе определяли через каждые 0.5 единиц стандартного отклонения проекций от центра анализируемой группы в пределах отрезка оси, равного $\pm 3s$, т. е. всего в 13 точках.

Продемонстрируем структуру переходов по методу парзеновского окна на основе результатов анализа взаимоотношений между первым и соседним с ним синтаксонами. Из рисунка, *A* видно, что плотность распределения вероятности проекций описаний первого синтаксона на ось, проходящую через его центр и центр второго синтаксона, равномерно и довольно круто падает по мере удаления от центра в сторону последнего. Зато кривая, характеризующая второй синтаксон, образует в зоне перехода сильно выраженный пик. Это свидетельствует о существенной асимметричности перехода между рассматриваемыми синтаксонами: объекты второго (чернично-долгомошного) значительно больше тяготеют к объектам первого (чернично-зеленомошного), чем наоборот. Асимметричность выражается наглядно также в положении суммарной кривой в зоне перехода — она сдвинута в сторону центра чернично-зеленомошного синтаксона. В то же время надо отметить, что кривая суммарной плотности распределения вероятности проекций имеет отчетливый спад («яму»), который тем не менее остается высоко над осью проецирования. Этот факт можно интерпретировать как доказательство того, что хотя между этими синтаксонами явно существует переход — особенно со стороны чернично-долгомошного синтаксона, его нельзя трактовать как свидетельство наличия полного континуума: в зоне перехода обнаруживается все-таки некоторое уменьшение суммарной плотности распределения проекций объектов обоих синтаксонов.

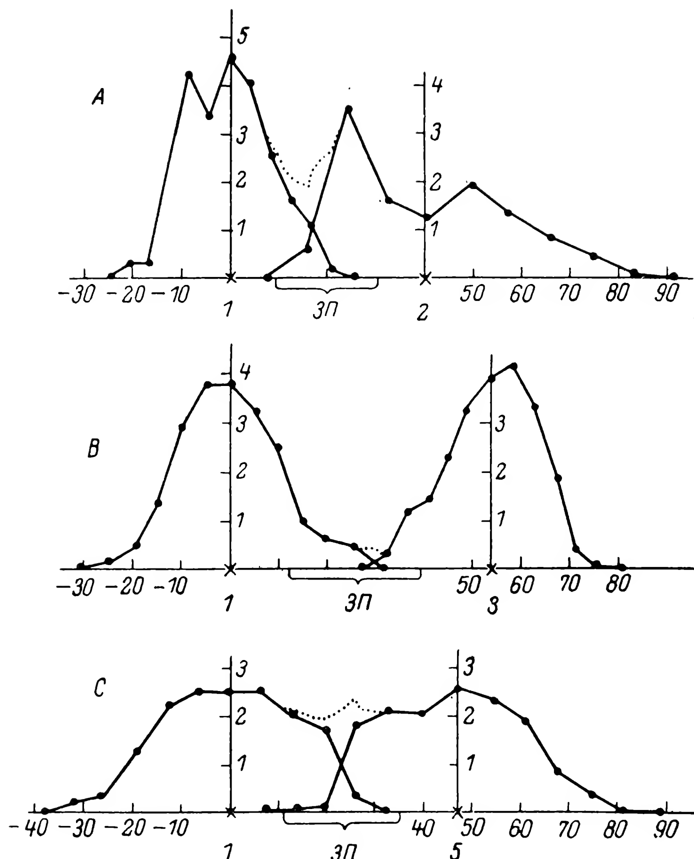
На рисунке, *B* изображена структура перехода между чернично-зеленомошным и таволговым (третьим) синтаксонами. В данном случае кривые обоих синтаксонов затухают примерно в середине оси. Перехлест их небольшой, и суммарная кривая находится вблизи оси проецирования. Можно сделать заключение, что между этими синтаксонами переход практически отсутствует.

Третий график (см. рисунок, *C*) показывает переход между чернично-зеленомошным и разнотравно-вейниковым (пятым) синтаксонами. Видно, что плотность распределения вероятности проекций обоих синтаксонов очень высока до середины расстояний между их центрами. Высоко над осью находится и соответствующая суммарная кривая; на ней не прослеживается также никакого выраженного спада. Это приводит к выводу, что оба синтаксона имеют четко выраженный переход друг к другу, т. е. представляют таксономический континуум.

Приведенные графики достаточно информативны и наглядно передают структуру переходов. Но подробный анализ всех графиков, характеризующих даже лишь переходы в сторону соседних синтаксонов, довольно трудоемок. Если классификация содержит уже несколько десятков синтаксонов, то желательно иметь какую-то лаконичную количественную оценку выраженности конкретных переходов. Графический метод их изображения не теряет, конечно, и в таком случае своего значения — при рассмотрении некоторых более важных или интересных переходов он может существенно дополнить анализ.

При разработке количественной оценки выраженности перехода между кластерами мы взяли за основу следующее предположение: чем ближе проекции объектов анализируемого синтаксона к центру сравниваемого кластера и чем больше таких удаленных от своего центра проекций, тем сильнее и связь (переход) этого синтаксона с сравниваемым.

Отрезок оси, остающийся между центрами анализируемого и сравниваемого синтаксонов, делится на 3: k — часть, прилегающая к центру анализируемого синтаксона, l — средняя часть, или зона перехода, и m — часть, прилегающая



Плотность распределения вероятности проекций объектов первого и соседних к нему синтаксонов.

По оси абсцисс — евклидово расстояние от центра первого синтаксона, *по оси ординат* — плотность распределения вероятности проекций объектов. *Крестик* — центр синтаксона. Длина зоны перехода (*ЗП*) отмечена фигурной скобкой. *Пунктир* в *ЗП* соответствует сумме отдельных кривых.

к центру сравниваемой группы. Длины соответствующих частей оси определяем по формулам

$$k = 0.5R \frac{s_A}{s_A + s_C}, \quad (4)$$

$$l = 0.5R, \quad (5)$$

$$m = 0.5R \frac{s_C}{s_A + s_C}, \quad (6)$$

где R — расстояние между центрами анализируемого и сравниваемого синтаксонов, s_A и s_C — среднеквадратичное расстояние объектов анализируемого (A) и сравниваемого (C) синтаксонов от своих центров.

Таким образом, длина зоны перехода равна всегда половине расстояния между центрами рассматриваемых синтаксонов, а сама зона перемещается согласно среднеквадратичным расстояниям объектов от центров последних — либо ближе к центру анализируемого, либо к центру сравниваемого синтаксонов (см. рисунок).

Объекты, проекции которых находятся в пределах отрезка, прилегающего к центру анализируемого синтаксона, промежуточными не считаются. Проекциям, попадающим в зону перехода, присваивают вес 1; если же объекты проецируются на ось еще дальше, на отрезок m, прилегающий к центру сравниваемого синтаксона, проекциям прибавляют еще один балл веса. Чтобы оценка перехода не зависела от числа объектов в кластере, сумму весов проекций необ-

ходимо нормировать. Для этого она делится на число объектов анализируемой группы. Назовем полученную величину коэффициентом перехода — КП.

В принципе вес отдельным проекциям можно было присваивать и пропорционально величинам самих проекций. Однако мы полагаем, что выраженность перехода определяется в первую очередь относительным числом промежуточных объектов в анализируемом кластере. При оценке веса проекций пропорционально их значениям может оказаться, что уже какой-то один далеко «отскакивающий» объект, скажем, вследствие ошибки в классификации, приведет к повышенному значению КП.

Относительно поведения КП заметим, что если анализируемый и сравниваемый синтаксоны имеют нормальное распределение и одинаковые среднеквадратичные расстояния объектов от центра s, то в случае расстояния между их центрами R, равного $4s$, КП=0.160. Эту величину можно интерпретировать как одну точку отсчета — когда КП 0.160, можно считать, что переход слабо выражен. Если же $R=2s$, то при данной модельной ситуации КП=0.375. Последняя величина послужит второй точкой отсчета, индицирующей практически полный континуум со стороны анализируемого синтаксона.

Когда между определенной парой кластеров существует взаимный переход, то можно для общей характеристики перехода между ними использовать средний КП. Чтобы оценить относительную величину непрерывности какого-то синтаксона в целом, следует суммировать его значимые КП по всем группам. Необходимость использования здесь суммы, а не среднего значения объясняется тем, что понятие непрерывности (или дискретности) синтаксона должно, по нашему мнению, учитывать не только силу отдельно взятых переходов, но и их число.

В табл. 4 представлена полная матрица коэффициентов перехода между синтаксонами. Эти результаты хорошо согласуются с приведенными выше матрицей расстояний между центрами синтаксонов (табл. 2) и матрицей их соседства (табл. 3). Как правило, именно между синтаксонами, центры которых относительно близки друг к другу и которые оказались хотя бы односторонне соседними, наблюдаются также и более высокие КП. Эти коэффициенты подтверждают и результаты анализа кривых плотности распределения вероятности проекций объектов в синтаксонах (см. рисунок).

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты перехода синтаксонов

Сравниваемый синтаксон	Анализируемый синтаксон						
	1	2	3	4	5	6	8
1	×	0.42	0.10	0.08	0.25	0.11	0.12
2	0.15	×	0.16	0.08	0.13	0.17	0.24
3	0.11	0.18	×	0.25	0.23	0.22	0.08
4	0.02	0.03	0.11	×	0.01	0.17	0.00
5	0.21	0.15	0.11	0.00	×	0.00	0.00
6	0.00	0.06	0.14	0.00	0.00	×	0.24
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
8	0.00	0.12	0.13	0.08	0.00	0.28	×
Сумма значимых коэффициентов	0.21	0.60	0.00	0.25	0.48	0.84	0.48

Примечание. Для синтаксона 7 коэффициенты перехода не определены из-за малого числа описаний в нем.

Действительно, КП указывают в свою очередь на сильную асимметрию взаимоотношений между первым и вторым синтаксонами — их КП 0.15 и 0.42. КП между первым и третьим синтаксонами (0.11 и 0.10) меньше нижнего критического значения, а между первым и пятым показывают на значимый переход со стороны каждого из них (КП — 0.21 и 0.25).

КП позволяют уточнить структуру изменчивости шестого синтаксона — верховых болот. Оказывается, что его объекты довольно значительно рассеяны в сторону ряда синтаксонов — второго, третьего, четвертого. Тем не менее со стороны названных синтаксонов переход к шестому или слабый или отсутствует. Самым сильным, и в то же время взаимным, как предполагалось и на основе матрицы соседства, является переход от этого синтаксона к восьмому. На высокую внутригрупповую вариацию рассматриваемого синтаксона указывает сумма значимых КП, равная 0.84.

Другим более континуальным синтаксоном по сумме значимых КП следует считать второй, чернично-долгомошный. Таксономическая непрерывность большого чернично-зеленомошного синтаксона относительно небольшая (табл. 4).

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л е в и ч В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. В кн.: Проблемы ботаники, 6. М.; Л., Изд. АН СССР. — Г р е й г - С м и т П. (1967). Количественная экология растений. М., Мир. — Д у д а Р., Х а р т П. (1976). Распознавание образов и анализ сцен. М., Мир. — О р е О. (1980). Теория графов. М., Мир. — П а а л ь Я. Л., К о л о д я ж н ы й С. Ф. (1981). Некоторые результаты количественной классификации растительности средней тайги. В кн.: Флористические критерии при классификации растительности (Тез. докл. VI всес. совещ. по классификации растительности). Уфа, БФАН СССР. — G o o d a l l D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. Austr. J. Bot., 1, 1. — J a n c e y R. C. (1966). The application of numerical methods of data analysis to the genus *Phyllota* Benth. in New South Wales. Austr. J. Bot., 14, 1.

Государственный заповедник «Кивач»,
Карельская АССР,
Ленинградский государственный университет.

Получено 16 III 1983.

SUMMARY

The problems, connected with co-existance of syntaxa in multidimensional space, interstitial position of separate objects, and zones of transition between syntaxa, are considered. A formal definition of these concepts and quantitative methods of their analysis are given. Matrix of co-existance allows to determine local surroundings for each group, to indicate the main trends of their taxonomic continuity, as well as to reveal major ecological factors that determine the cluster variation inside the groups. A method of projection of objects onto the axis connecting their centres is proposed for establishment and characterization of the transitions between the syntaxa. The intersfitial position of separate objects is evaluated by the remoteness of their projections from the cluster centre. For graphic representation of the transition structure the method of «Parsen's window» is used. The coefficient of transition is proposed for quantitative evaluation of the degree of manifestation of taxonomic continuity of syntaxa. The use of the method is demonstrated on the basis of the middle taiga vegetation.

УДК 582.29 (571.651)

И. И. Макарова, А. Е. Катенин

ЛИШАЙНИКИ В ГОРАХ ЮГО-ВОСТОКА ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

I. I. MAKAROVA, A. E. KATENIN.

THE LICHENS IN THE MOUNTAINS OF THE SOUTH-EASTERN PART OF CHUKOTKA PENINSULA

Приведен аннотированный список лишайников (174 вида), собранных при геоботанических исследованиях на восточной окраине Провиденского горного массива в пределах острова растительности южнотундрового типа. Для каждого вида указаны номера ландшафтных участков (*I—IV*) и растительных сообществ (1—84), в которых он встречен. Список анализируется с учетом приуроченности видов к субстрату, к ландшафтным выделам и типам растительных сообществ.

Лишайники были собраны к геоботаническим описаниям сотрудником лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР А. Е. Катениным и студентами Г. С. Резвановой и Н. И. Усенко в 1978 г. в нижнем течении р. Песцовой, впадающей в бухту Пенкигней (Катенин, 1980).

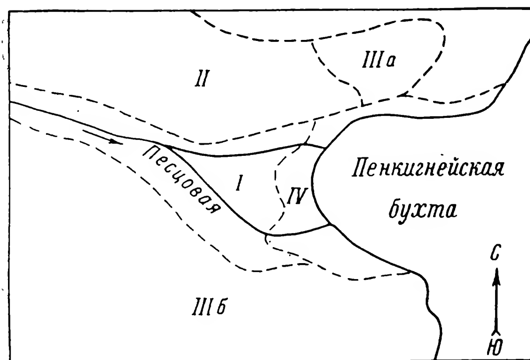
Район работ, расположенный в пределах острова южнотундровой растительности, включает долину р. Песцовой (см. рисунок) шириной до 1.5 км (*I*), горный хребет высотой до 1000 м над ур. м., сложенный девонскими эффузивами среднего состава и расположенный севернее реки (*II*), с низким карбонатным отрогом на северо-восточной его оконечности (*IIIа*); горный массив высотой до 500 м над ур. м., сложенный протерозойскими известняками с вкраплениями кварцитов и песчаников, южнее реки (*IIIб*) и побережье бухты с лайдами и песчаным валом (*IV*).

Вдоль русел р. Песцовой тянутся густые мертвопокровные (1),[1] зеленомошные (2) и разреженные травяно-кустарничковые лишайниково-моховые (3) ивняки из *Salix alaxensis*,[2] заболоченные разреженные кустарничково-травяные моховые ивняки из *Salix pulchra* (4), а также разреженные травяно-моховые группировки (5) на галечниках.

Между руслами расположены надпойменные террасы с травяно-кустарничково-лишайниковыми (6), луазелеуриевыми лишайниковыми и моховыми (7), а также шикшевыми сомкнутыми (8) и куртинными (9) травяно-моховыми сообществами на высоких гривах. На низких террасах господствуют овсяницевые (*Festuca altaica*) кустарничково-разнотравные моховые сообщества (10). В ложбинах между гривами, помимо разреженных заболоченных ивняков, присутствуют ивково-травяные (*Salix chamissonis*, *Anemone richardsonii*, *Nardosmia frigida*, *Carex stans*) моховые заболоченные сообщества (11). В приматериковой части долины на высоких гривах встречаются лапчатково-лишайниковые (12) и злаково-лапчатковые (*Potentilla uniflora*) (13), дриадовые (14) и голубичные (15) разнотравно-лишайниково-моховые сообщества. Ивково-травяно-лишайниково-моховые (*Salix polaris*, *Dicranum* sp.) (16), кустарничково-осоково-разнотравные (*Oxyria digyna*) лишайниково-моховые (17) и травяно-лишайниково-моховые (*Hypnum* sp.) (18) нивальные, а также эпилитно-лишайниковые (77) сообщества приурочены к ложбинам у подножия коренного берега.

[1] Эти номера приведены в списке видов вместо названия сообществ.

[2] Латинские названия сосудистых растений даны в соответствии с «Обзором географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры»; сообщения 1, 2 (Юрцев и др., 1979).



Картосхема обследованной территории на западном берегу Пенкигнейской бухты.

I — долина р. Песцовой, *II* — северный некарбонатный хребет, *III* — карбонатные горы (*IIIа* — отрог северного хребта, *IIIб* — южный хребет), *IV* — приморские местообитания с засоленными понижениями и песчаным береговым валом. *Штриховыми линиями* обозначены границы участков.

На месте стоянки оленеводов на гриве в приматериковой части долины развито мятликово-лишайниковое (*Calamagrostis purpurea*) зеленомошное сообщество (78).

Для заболоченной части долины реки, помимо редких здесь дриадовых, голубичных, шикшевых и луазелеуриевых сообществ, характерны ивковые (*Salix chamissonis*) травяно-лишайниково-моховые (19), ивково-травяные лишайниково-моховые и разреженные ивково-травяно-мохово-лишайниковые (20) сообщества на гривах, разнотравно-мохово-эпилитно-лишайниковые (*Koenigia islandica*, *Rumex graminifolius*) нивальные (21), травяно-лишайниково-моховые (*Rhacomitrium canescens*) (22) и ивково-разнотравно-осоковые из *Carex membranacea* (23) и *C. saxatilis* (83) зеленомошные сообщества в ложбинах и на низких гривах.

В засоленной части дельты наряду с куртинными шикшевыми фитоценозами на гривах присутствуют кустарничково-травяно-щучковые (*Deschampsia sukatschewii*) моховые (24), кустарничково-вейниково-минуарциевые (*Minuartia macrocarpa*) лишайниково-моховые засоленные (25) и ивково (*Salix chamissonis*)-оксириево-печеночные нивальные (26) сообщества, а также ивково-осоковые (*Carex rariflora*) моховые (27) и злаково-разнотравные (*Saxifraga hirculus*) лишайниково-моховые заболоченные сообщества (28) — в ложбинах.

На террасах у подножия южного склона некарбонатного хребта встречаются небольшие болота с ивово-осоковыми (*Carex lugens*) зеленомошными (29) и осоково-сфагновыми сообществами в понижениях, березковыми кустарничково-лишайниково-зеленомошными (30) и осоково (*Carex lugens*)-голубичными моховыми сообществами на суглинистом валу, окаймляющем болото. Здесь же, на крупнокаменистых россыпях, развиты эпилитно-лишайниковые группировки (31) на камнях, а также березковые сообщества на мелкоземе и голубично (32)- и шикшево (33)-мохово-лишайниковые сообщества на участках с каменными кольцами, окружающими суглинистые пятна.

На плоских поверхностях щебнисто-суглинистых террас у подножия южного склона хребта преобладают дриадово (34)- и рододендроново (35)-лишайниковые, куртинные дриадовые (36), рододендроновые лишайниковые (37), арктоусовые моховые (38) и эпилитно-лишайниковые сообщества. В неглубоких понижениях на террасах присутствуют березково-луазелеуриевые (39) и луазелеуриевые моховые сообщества.

К верхним и средним частям склонов в ложбины и к уступам на террасах приурочены куртинные брусничные (40), шикшевые и голубичные моховые сообщества. В нижних частях этих склонов располагаются кассиоповые (41), филлодоциевые (42) лишайниково-моховые и филлодоциево-разнотравные (*Artemisia arctica*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex podocarpa*) мертвопокровные (43) сообщества. На дне глубоких ложбин встречаются разнотравно-моховые (*Rubus arcticus*, *Artemisia arctica*, *Dodecatheon frigidum*) нивальные (44), полярноивково-разнотравные (*Carex podocarpa*, *Artemisia arctica*) мохово-лишайниковые (45), шамиссонисовоивковые моховые и осоковые (*Carex nesophila*) моховые (46) сообщества.

На склонах террас к долине реки, помимо куртинных дриадовых, шикшевых, луазелеуриевых, филлодоциевых и алтайско-овсяницевых фитоценозов, встречаются злаково-разнотравно-осоковые из *Carex podocarpa* (47) и спирейно-кустарничковые лишайниково-моховые (48) сообщества.

В нижней части южного склона хребта в заснеженных понижениях располагаются алтайско-овсяницевые, кустарничково-злаково-полынные (*Artemisia arctica*) моховые (49) сообщества. Выше их — ольховники мертвопокровные (50) и зеленомошные (51), а также сомкнутые ивняки из *Salix hastata* (52), куртинные — из *Salix alaxensis*, *S. pulchra* (53) по краям зарослей ольхи и на полянах в их середине. На малоснежных гривах и на перегибах террас встречаются сомкнутые и куртинные дриадовые, шикшевые, арктоусовые, куртинные голубичные (54) и камнеломково (*Saxifraga funstonii*)-лишайниковые (55) сообщества. На более заснеженных склонах и в углублениях на террасах отмечены голубичные, шикшевые, брусничные (56), куртинные луазелеуриевые (57) сообщества и куртинные ивняки из *Salix glauca* (58). К заснеженным частям склонов в пределах пояса ольхи приурочены шикшевые, кассиоповые, филлодоциевые и злаково-полынно-лишайниковые сообщества (59) и редкотравные группировки (60).

Выше пояса ольховников в центральных частях конусов выноса ручьев и щебнистых осыпей с подвижным субстратом располагаются куртинные дриадовые, куртинные камнеломковые из *Saxifraga funstonii* (61), куртинные ивовые сообщества и кипрейные разреженные группировки из *Chamerion angustifolium* (62). В верхних частях осыпей под останцами образуются куртинные камнеломково-лапчатковые (*Saxifraga funstonii*, *Potentilla nivea*, *P. uniflora*) (63), дриадовые и тополевые сообщества.

В поясе останцов к почти горизонтальным малоснежным площадкам приурочены дриадовые лишайниковые, камнеломково-лапчатковые, а к уступам на останцах — камнеломково-лишайниковые сообщества и разреженные камнеломковые группировки. В заснеженных расселинах между останцами располагаются дриадовые моховые и кипрейно-синюховые лишайниково-моховые (64) сообщества. Эпилитно-лишайниковые группировки широко распространены на стенах останцов и на дне расселин.

На гребне хребта расположены останцы и развалы малоподвижных камней с эпилитными лишайниковыми и разреженными травяными группировками, а также участки мелкозема на седловинах с дриадово-мохово-кустистолишайниковыми (65) и куртинными ивковыми (*Salix phlebophylla*) лишайниково-моховыми (66) сообществами.

На щебнистом карбонатном плато северо-восточной оконечности северного хребта расположены куртинные камнеломково-дриадовые (*Saxifraga oppositifolia*) лишайниковые (67) и дриадово-травяные сообщества. На известковых обрывах к ручью встречаются разреженные травяные и эпилитно-лишайниковые (84) группировки. На пологих склонах с карбонатного плато представлены разнотравные и разнотравно-кустарничковые мертвопокровные (68), сплошные зеленомошные (69) и куртинные травяно-кустарничковые лишайниково-моховые (70) ольховники, а на кислых породах — сплошные лишайниково-моховые, куртинные травяно-кустарничковые сфагново-зеленомошные (71) и кустарничково-лишайниково-зеленомошные (72) ольховники. К полянам среди ольховников на карбонатах приурочены куртинные и сплошные разнотравно- и осоково-дриадовые сообщества. В долине ручья у подножия известнякового обрыва расположены лишайниково-моховые ивняки из *Salix alaxensis*.

К осыпям в верхних частях склонов невысокого южного карбонатного хребта приурочены куртинные дриадово-разнотравные (*Potentilla biflora*, *Oxytropis borealis*) лишайниковые (73) сообщества, к заснеженным местам под некарбонатными останцами — нивальные разнотравно-лишайниково-моховые группировки (80), к некарбонатным останцам на плато — эпилитно-лишайниковые группировки (81), а к ложбинам на кислых породах — ольховники зеленомошные. В средних частях склонсв в ложбинах на карбонатах распространены ольховники моховые, а на гривках — куртинные моховые ольховники. К карбонатным останцам в нижней части склона приурочены осоково-дриадовые лишайниковые сообщества, к подножию останцов — сомкнутые моховые ольховники, а к гривкам на склонах — куртинные осоково-кустарничковые лишайниково-моховые ольховники. На шлейфе карбонатного хребта, помимо

хвощово-осоковых зеленомошных, встречаются луазелеуриевые и разнотравно-дриадовые сообщества.

Засоленный низкий берег залива занят главным образом осоковыми (*Carex subspathacea*), вейниковыми (*Calamagrostis deschampsioides*) и бескильницевыми (*Puccinellia phryganodes*) сообществами, лишенными лишайников. Однако лишайники присутствуют в этом типе местообитания в ивово-злаково-осоковом (*Salix ovalifolia*, *Carex subspathacea*) сообществе на гривке (74). На приморском песчаном валу лишайники играют большую роль. В ложбине между валами на гальке растут эпилитные виды (82), здесь же распространены шикшевые сообщества с лишайниками, а на плоской поверхности вала — злаково-чиновое мохово-лишайниковое (75) и разнотравно-колосняковое мохово-лишайниковое и мертвопокровное сообщества (76).

Довольно интересные виды лишайников были собраны на морене на водоразделе бассейнов рек Песцовой и Марич, по левому берегу р. Песцовой в 15 км от ее устья (V, 79, пункт находится за пределами картосхемы).

В работах E. Almquist (1887) и W. Nylander (1884, 1888) для бухты Пенкигней (Кониамский залив) приводятся 219 видов лишайников. На основе обработки коллекции лишайников мы составили список из 174 видов, относящихся к 26 семействам и 65 родам. Наши данные дополняют сведения о лихенофлоре бухты Пенкигней на 104 вида, и теперь для этого района известно 323 вида (Макарова, 1983а). При этом такие виды, как *Dermatocarpon intestiniforme*, *D. rivulorum*, *Pseudocyphellaria scrobiculata*, *Rinodina calcarea* и другие, впервые найдены на Чукотском п-ове (Макарова, 1983б).

Основу лихенофлоры этого района составляют арктоальпийские, гипоарктомонтанные и бореальные лишайники, причем характерно усиление роли бореальных лишайников по сравнению с другими флорами Чукотского п-ова.

В исследованном районе, как и в других районах Арктики, наибольшее число видов имеют следующие семейства: *Lecideaceae* — 26 видов, *Parmeliaceae* — 23, *Cladoniaceae* — 21; роды: *Cladonia* — 18, *Cetraria* — 13, *Peltigera* — 10, *Rhizocarpon* — 8, *Lecidea* — 8, *Lecanora* — 8.

В приведенном ниже списке виды расположены по системе J. Poelt (1973). После названия вида помещены указания о субстрате, к которому приурочены лишайники. При этом буквой Э обозначены виды-эпилиты; Эв — эпилиты из периодически увлажненных мест; П — виды, приуроченные к незаросшему рыхлому субстрату; М — виды, растущие на мхах, РО — на растительных остатках, К — на коре (Ко — ольхи, Ки — ивы, Кб — березки), СМТ — среди мхов и трав, СМ — среди мхов и Св — свободно живущий вид. Римские цифры соответствуют основным ландшафтным выделам, перечисленным в начале статьи, а арабские — растительным сообществам, в которых встретился этот вид. Звездочкой отмечены виды, новые для полуострова, двумя звездочками — для исследованного района.

*1. *Dermatocarpon intestiniforme* (Koerb.) Hasse, Э, II — 63.

*2. *D. rivulorum* (Arnold) DT. et Sarnth., Эв, I — 77; II — 77.

*3. *Polyblastia theleodes* (Sommerf.) Th. Fr., Э, III — 67.

4. *Staurothele hymenogonia* (Nyl.) Th. Fr., Э, II — 34.

5. *Sphaerophorus fragilis* Pers., Э, П, I — 6—9, 12; II — 30—33, 36, 55.

6. *S. globosus* Vain., СМТ, I — 6; II — 7, 8, 14, 18, 31, 32, 34—36, 38—42, 54—56, 66; III — 7, 41, 51, 71—73; IV — 8, 75, 76.

7. *Placynthium nigrum* (Huds.) S. Gray, Э, II — 34; III — 14, 67.

**8. *Psoroma hypnorum* S. Gray, М, РО, I — 8, 22; II — 14, 32, 36, 60, 63; IV — 76.

9. *Vestergrenopsis elaeina* (Wahlenb.) Gyeln., Э, II — 63.

**10. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., СМТ, I — 3, 7, 8, 10—14, 19, 22, 23, 26; II — 3, 7, 8, 10, 14, 29, 30, 36, 38, 39, 41, 42, 44, 49, 52, 55, 57, 60; III — 7, 41.

**11. *P. canina* (L.) Willd., СМТ, I — 3, 8, 10, 23, 78; II — 3, 8, 10, 14, 15, 29, 30, 36, 41, 44, 52, 55, 58, 59, 61, 63, 76; IV — 76.

**12. *P. lepidophora* (Nyl.) Vain., СМТ, II — 15, 58, 61.

**13. *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. em. Dombr., СМТ, II — 10.

14. *Peltigera malacea* (Ach.) Funck., CMT, I — 3, 4, 11—14, 22; II — 7—10, 14, 15, 30, 36, 49, 52, 56, 58—60, 63, 65; III — 69.

**15. *P. polydactyloides* Nyl., CMT, I — 2, 11; II — 8, 44, 59.

16. *P. rufescens* (Weis.) Humb., CMT, I — 3; II — 14, 49, 58. a. var. *praetextata* (Flk.) Nyl., П, II — 14.

*17. *P. scabrosa* Th. Fr., CMT, I — 3, 8, 11, 15; II — 10, 14, 15, 58.

**18. *P. spuria* (Ach.) DC. var. *leptoderma* (Nyl.) Frey, CMT, I — 3, 14, 36, 52, 58, 60, 61, 76; IV — 76.

19. *P. venosa* (L.) Baumg., П, II — 14.

20. *Solorina crocea* (L.) Ach., П, I — 3, 6, 22; II — 36, 63.

21. *S. saccata* (L.) Ach., П, III — 2, 67.

**22. *Nephroma arcticum* (L.) Torss., CMT, I — 7—9; II — 7, 8, 14, 15, 34—36, 39, 41, 42, 66.

**23. *N. expallidum* (Nyl.) Nyl., CMT, I — 3, 8, 11, 18, 19; II — 8, 14, 36, 39.

**24. *N. parile* (Ach.) Ach., Ки, П, II — 36, 52.

**25. *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh., CMT, I — 3, 5, 7—16, 18—20, 22; II — 3, 7, 8, 10, 14, 15, 31, 32, 34—39, 41, 42, 44, 47—49, 52, 56, 58—60, 63; III — 7, 69, 72; IV — 76.

*26. *Pseudocyphellaria scrobiculata* (Scop.) Blum, CMT, II — 36.

**27. *Collema undulatum* Laur. var. *granulosum* Degel., Э, II — 34.

**28. *Leciophysma finmarkicum* Th. Fr., CMT, II — 63.

**29. *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., Э, Ки, CMT, II — 14, 58.

30. *L. tenuissimum* (Dicks.) Fr., CM, II — 58.

**31. *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis., M., II — 14.

**32. *Parmeliella lepidiota* (Sommerf.) Vain., CM, II — 14, 63.

33. *Bacidia sphaeroides* (Dicks.) Zahlbr., M, III — 69.

**34. *Huilia elegantior* (H. Magn.) Hertel, Э, II — 31.

**35. *H. flavocoerulescens* (Hornem.) Hertel, Э, II — 14.

**36. *H. macrocarpa* (DC.) Hertel, Эв, I — 21.

37. *H. panaeola* (Ach.) Hertel, Э, II — 34.

38. *Lecidea aglae* Sommerf., Э, II — 32.

**39. *L. atrobrunnea* (Ram.) Schaer., Э, I — 9.

40. *L. lactea* (Hoffm.) Flk., Э, II — 58; III — 67; IV — 82.

**41. *L. lapicida* (Ach.) Ach., Э, II — 32.

**42. *L. lithophila* (Ach.) Ach., Э, I — 9; II — 34.

**43. *L. limosa* Ach., PO, I — 7.

**44. *L. symmicta* Ach., Ko, III — 51, 69.

45. *L. vernalis* (L.) Ach., M, Ки, I — 2; II — 14.

46. *Lecidella glomerulosa* (DC.) Choisy, Ko, II — 50.

47. *Lopadium pezizoideum* (Ach.) Koerb., M, PO, II — 14.

48. *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm., M, II — 54.

**49. *Rhizocarpon badioatrum* (Flk.) Th. Fr., Э, II — 32.

**50. *R. copelandii* (Koerb.) Th. Fr., Э, V — 79.

51. *R. disporum* (Naeg.) Müll. Arg., Э, II — 64; III — 80.

52. *R. eupetraeoides* (Nyl.) Blomb. et Torss., Э, III — 81.

**53. *R. eupetraeum* (Nyl.) Arnold, Э, IV — 82.

54. *R. geographicum* (L.) DC., Э, III — 81; V — 79.

55. *R. grande* (Flk.) Arnold, Э, II — 54.

*56. *R. inarense* (Vain.) Vain., Э, III — 67.

57. *Toninia coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr., П, II — 63.

**58. *Tremolecia atrata* (Ach.) Massal., Э, III — 67; IV — 82.

**59. *Haematomma ventosum* (L.) Massal., Э, I — 17; II — 14; III — 51.

60. *Lecanora badia* (Pers.) Ach., Э, II — 58.

**61. *L. castanea* (Hepp) Th. Fr., PO, II — 43.

**62. *L. coilocarpa* (Ach.) Nyl., Ko, II — 50; III — 51, 69, 70.

63. *L. epibryon* Ach., M, PO, II — 54, 58, 63; III — 14, 36, 67.

64. *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl., Ko, II — 50.

65. *L. intricata* Ach., Э, II — 31, 34, 55.

66. *L. muralis* Rabenh., M, II — 61.

67. *L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh., Э, I — 21; II — 32, 54; IV — 82.

**68. *Rhizoplaca chrysoleuca* (Smith) Zopf, Э, II — 14.
**69. *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb., Э, II — 32.
70. *A. subdissentiens* (Nyl.) Oxn., Э, II — 31.
71. *Ionaspis cyanocarpa* (Anzi) Th. Fr., Э, I — 28.
72. *I. epulotica* (Ach.) Th. Fr. var. *arctica* (Lynge) H. Magn., Эв., I — 21; II — 32.
73. *Pachyospora verrucosa* (Ach.) Massal., Po, II — 36, 58, 63.
**74. *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, CMT, I — 12; II — 7, 14, 32, 34, 36, 54, 55, 61—63; III — 14, 41, 71, 72.
75. *Asahinea chrysantha* (Tuck.) C. Culb. et W. Culb., CMT, II — 8, 14, 15, 31—34, 36, 44, 54, 55, 58, 62; III — 14, 67, 71, 72.
**76. *A. scholanderi* (Llano) C. Culb. et W. Culb., Э, II — 14, 30, 32, 34, 36, 39, 54, 55.
**77. *Cetraria andrejevii* Oxn., CMT, I — 3, 7—9, 15, 83; II — 7, 8, 36, 58; III — 7, 8.
**78. *C. cucullata* (Bellardi) Ach., CMT, I — 3, 4, 7, 8, 10, 11, 13—15, 22; II — 7—9, 14, 15, 30, 36, 38, 39, 41, 55—58, 66; III — 14, 41, 51, 69—73.
79. *C. delisei* (Bory) Th. Fr., CMT, I — 1, 3, 5, 7—9, 14—19, 22, 24, 25, 27, 83; II — 7, 8, 14, 15, 19, 32, 35, 36, 39, 41, 42, 44—46; III — 36, 41, 51, 67; IV — 75, 76.
80. *C. hepatizon* (Ach.) Vain., Э, II — 14, 30, 31, 36, 55.
81. *C. inermis* (Nyl.) Krog, Ко, Кб, CMT, I — 8, 15; II — 30, 39; III — 51, 68—70.
**82. *C. islandica* (L.) Ach., CMT, I — 3, 4, 7—11, 15, 19, 26, 83; II — 3, 7—10, 14, 15, 19, 30, 33—39, 41—44, 47, 48, 50, 54—58, 60, 65, 66; III — 7, 14, 36, 41, 51, 67—73; IV — 8, 76.
**83. *C. kamczatica* Savicz, CMT, I — 7, 9; II — 7, 66.
**84. *C. laevigata* Rassad., CMT, I — 4, 7, 8, 10, 11, 13—15, 19, 22; II — 7, 8, 10, 14, 15, 30, 31, 36, 39—42, 48, 55—58, 61; III — 7, 14, 41, 51, 68—73; IV — 8, 76.
85. *C. nigricans* (Retz.) Nyl., CMT, I — 5, 7, 9; II — 7, 34—36.
86. *C. nivalis* (L.) Ach., CMT, II — 7, 8, 14, 15, 31, 32, 34, 36, 38, 54, 63; III — 7, 14, 36, 41, 67—73.
**87. *C. pinastri* (Scop.) S. Gray, Ко, Ки, II — 50, 53; III — 51, 68, 69.
**88. *C. sepincola* (Ehrh.) Ach., Ко, Кб, II — 30, 39, 50; III — 51, 69.
**89. *C. tilesii* Ach., CMT, II — 14, 61, 63; III — 14, 36, 67, 70.
**90. *Dactylina arctica* (Richards.) Nyl., CMT, I — 3—5, 7—11, 14, 15, 19, 20, 26; II — 7, 8, 10, 14, 31, 33, 36, 38, 39, 41, 42, 58, 66; III — 7, 14, 41, 51, 69—73, 76; IV — 76.
91. *D. ramulosa* (Hook.) Tuck., CMT, I — 9, 19; II — 31, 55; III — 7, 14, 36, 41, 51, 67, 68, 71—73.
92. *Masonhalea richardsonii* (Hook.) Karnef., Св, I — 3, 4, 8, 10, 11, 15, 17; II — 7, 8, 10, 14, 15, 30, 33, 36, 38, 39, 41, 42, 44, 48; III — 14, 68, 70, 71; IV — 8.
93. *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., Э, П, I — 12; II — 8, 14, 30, 32, 34—36, 39, 54, 55, 61, 63, 66; III — 14, 41.
**94. *P. separata* Th. Fr., Э, П, I — 12; II — 8, 14, 30—32, 34—36, 54, 55, 61, 63, 64.
**95. *P. septentrionalis* (Lynge) Ahti, Ко, Кб, II — 30; III — 51, 68—70.
**96. *P. stygia* (L.) Ach., Э, II — 30, 36, 39, 54, 55.
**97. *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., Ко, II — 50.
**98. *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., CMT, I — 6, 7, 9; II — 7, 31, 34, 36; IV — 76.
**99. *A. ochroleuca* (Ehrh.) Nyl., CMT, II — 7, 31, 32, 34—36, 40; III — 7.
**100. *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw., CMT, I — 7.
**101. *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach., CMT, I — 7, 12, 14, 22; II — 36; IV — 76.
**102. *C. divergens* Ach., CMT, I — 7; II — 7, 31, 32, 34—36, 39, 66.
**103. *C. odontella* (Ach.) Röhl., CMT, I — 3, 13.
**104. *Evernia perfragilis* Llano, CMT, III — 84.

105. *Pilophorus robustus* Th. Fr., Эв, III — 51.
106. *Stereocaulon alpinum* Laur., СМТ, I — 7; II — 8—10, 14, 19, 36, 41, 42, 44, 47, 50, 54, 58, 63, 65.
*107. *S. glareosum* (Savicz) H. Magn., СМТ, I — 3, 4, 14, 16, 21, 22, 25; II — 3, 8, 10, 14, 54, 56, 59—61.
**108. *S. paschale* (L.) Hoffm., СМТ, I — 16; II — 7—10, 14, 30, 33, 36, 42—45, 49, 54, 56—58, 63, 65, 66.
**109. *S. rivulorum* H. Magn., СМТ, I — 26; II — 61; III — 69.
**110. *S. vesuvianum* Pers., Э, II — 31—33.
111. *S. wrightii* Tuck., Э, II — 31—33, 36.
**112. *Cladina arbuscula* (Wallr.) Halle et W. Culb., СМТ, I — 9, 14, 16, 18; II — 7—8, 14, 15, 31—42, 48, 50, 54—57, 60, 63, 65, 66; III — 71, 73.
**113. *C. rangiferina* (L.) Harm., СМТ, I — 8, 10, 16; II — 7—10, 14, 15, 31, 33, 36, 39, 42, 50, 55—57, 65, 66; III — 51, 71, 72.
114. *C. stellaris* (Opiz) Brodo, СМТ, II — 7.
115. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., СМТ, I — 3, 6, 7, 9, 10, 14, 22; II — 7—9, 14, 30—41, 54—56, 61; III — 41, 51, 71—73; IV — 8, 75, 76.
116. *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer., СМТ, II — 7.
**117. *C. sariosa* (Ach.) Spreng., СМТ, II — 61.
**118. *C. coccifera* (L.) Willd., СМТ, I — 3, 6, 8; II — 7, 31—34, 42, 57.
a. f. *phyllocoma* (Flk.) Anders., СМТ, III — 51.
**119. *C. crispata* (Ach.) Flot., СМТ, II — 7; III — 70.
**120. *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl., СМТ, II — 15.
**121. *C. deformis* (L.) Hoffm., СМТ, III — 51, 69; IV — 76.
**122. *C. decorticata* (Flk.) Spreng., П, V — 79.
123. *C. furcata* (Huds.) Schrad., СМТ, II — 7; III — 69.
124. *C. gracilis* (L.) Willd., СМТ, II — 77; III — 69.
a. var. *chordalis* (Flk.) Schaer., СМТ, I — 7, 10; II — 14, 55.
**125. *C. hookeri* Tuck., СМТ, II — 42.
**126. *C. lepidota* Nyl., СМТ, I — 8, 18; II — 8, 9, 32.
**127. *C. macroceras* (Flk.) Ahti, СМТ, I — 3, 4, 7—11, 14—20, 22, 26; II — 3, 7—10, 14, 15, 31—33, 36—45, 48, 55—58, 63, 65, 66; III — 14, 51, 69—72; IV — 8, 75, 76.
**128. *C. pleurota* (Flk.) Schaer., СМТ, II — 8.
**129. *C. pyxidata* (L.) Hoffm., П, II — 8, 9, 14, 36, 39, 41, 55, 58; IV — 76.
**130. *C. subulata* (L.) Wigg., СМТ, III — 51.
**131. *C. uncialis* (L.) Wigg., СМТ, I — 6—9, 14, 15, 26; II — 7—10, 14, 15, 33—36, 38—42, 48, 54, 56, 57, 60, 66; III — 51, 71, 72; IV — 8.
132. *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer., СМТ, II — 14, 33.
**133. *Baeomyces roseus* Pers,. П, I — 7.
**134. *Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr., СМ, V — 79.
135. *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach., СМТ, I — 3, 4, 6—15, 19—22, 26; II — 7, 8, 10, 14, 15, 30—36, 40—42, 45, 54—58, 61, 63, 64, 66; III — 7, 14, 36, 41, 51, 67—72; IV — 76.
**136. *Umbilicaria hyperborea* (Ach.) Hoffm., Э, II — 31, 32, 34, 39, 55.
**137. *U. proboscidea* (L.) Schrad., Э, II — 31, 34, 36, 41, 64.
138. *U. torrefacta* (Lightf.) Schrad., Э, II — 30, 33, 36, 54, 55; III — 14.
*139. *U. virginis* Schaer., Э, V — 79.
140. *Acarospora glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb. var. *depauperata* (Koerb.) A. L. Sm., Э, III — 84.
**141. *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, М, РО, I — 7—9, 12, 19; II — 8, 31, 36; III — 70; IV — 76.
**142. *O. geminipara* (Th. Fr.) Vain., М, I — 7.
**143. *O. gonatodes* (Ach.) Räs., М, II — 14, 55; III — 7, 73.
*144. *O. lapuensis* Räs., М, II — 32.
145. *O. upsaliensis* (L.) Massal., М, I — 12; II — 14, 34, 36, 61, 63; III — 14.
146. *Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl., М, II — 14, 63; III — 7.
147. *P. coriacea* Th. Fr., М, РО, II — 14, 54, 63.
a. var. *obducens* Vain., М, РО, III — 70.

148. *Pertusaria dactylina* (Ach.) Nyl., M, PO, II — 31, 36, 39, 63; III — 14, 67, 72.
*149. *P. excludens* Nyl. (?), Э, II — 34.
**150. *P. lactea* (L.) Arnold, Э, II — 31, 55.
**151. *P. panyrga* (Ach.) Massal., PO, II — 54; III — 7, 67, 70.
**152. *P. protuberans* (Sommerf.) Th. Fr., Ko, II — 50; III — 51, 69, 70.
153. *P. subobducens* Nyl., PO, II — 55.
**154. *Varicellaria rhodocarpa* (Koerb.) Th. Fr., M, I — 7.
155. *Caloplaca jungermanniae* (Vahl) Th. Fr., PO, II — 14, 36, 55, 58.
**156. *C. pyracea* (Ach.) Th. Fr., Ko, II — 50.
**157. *C. stillicidiorum* (Vahl) Lynge, M, PO, II — 54, 63, 64.
158. *C. tetraspora* (Nyl.) Oliv., PO, II — 59.
159. *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., Э, II — 31, 55.
**160. *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, Ko, II — 50.
**161. *B. geophila* (Sommerf.) Lynge, PO, II — 63.
**162. *B. insignis* (Naeg.) Th. Fr., PO, I — 2; II — 14, 36, 59.
163. *Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe, Э, II — 63.
164. *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, M, II — 14, 61, 63, 64; III — 14.
165. *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold, Ko, III — 68, 70.
*166. *R. calcarea* (Hepp) Arnold, Э, II — 35.
167. *R. cinnamomea* (Th. Fr.) Räs., M, PO, II — 49.
168. *R. mniarea* (Ach.) Koerb., PO, II — 10, 14.
**169. *R. roscida* (Sommerf.) Arnold, PO, II — 55.
**170. *R. turfacea* (Ach.) Koerb., PO, II — 14, 36, 58, 59, 63; IV — 76.
171. *Arthroraphis citrinella* (Ach.) Poelt, П, II — 14.
172. *Micarea melaena* Hedl., П, PO, III — 14.
**173. *Placopsis gelida* (L.) Nyl., Э, III — 80.
174. *Phaeocalicium compressulun* (Nyl.) Schmidt Ko, II — 51.

По отношению к субстрату все лишайники распределяются на группы в следующих соотношениях: среди мхов и трав — 40% видов, на камнях — 30 (в их числе 5 видов на увлажненных камнях), на мхах и растительных остатках — 20, на незаросшем грунте — 8, на коре — 9%. Среди последних только на коре ольхи встречено 9 видов, только на коре ив — 3 вида, на коре березки и ольхи — 3, ольхи и ивы — 1 вид. Лишайники, свойственные только коре березки, в этом районе не встречены.

Во всем районе лишайники отмечены в 92% описаний, нет их только в 26 описаниях из 324. Наиболее постоянно встречаются они в сообществах на склонах карбонатных и некарбонатных гор (97 и 96% описаний соответственно), реже — в долине реки (93%) и на морском берегу (34%). В последнем типе местообитаний лишайники приурочены почти исключительно к песчаному береговому валу.

Если оценить ландшафтные выделы с точки зрения видового богатства, то окажется, что наибольшее число видов лишайников (140 видов, 81% всей флоры) встречено на склонах некарбонатного хребта, 64 вида (37%) — в долине реки, 60 видов (34%) — в карбонатных горах, 24 вида (14%) — в приморских местообитаниях. Почти половина видов, собранных в некарбонатных горах, нигде более не встречена, для карбонатных гор такие виды составляют 20% их лихенофлоры, в долине реки — 14 и в приморских местообитаниях — 15%.

Такие различия в специфичности лихенофлор ландшафтных выделов объясняются не только неодинаковой степенью их изученности, но и различиями в наборах типов местообитаний в пределах каждого выдела и их экологической самобытностью. Среди видов лишайников, характерных для какого-либо элемента ландшафта, преобладают эпилиты, т. е. биологическая группа наиболее чувствительных видов к различиям в химическом составе субстрата.

Во всех элементах ландшафта встречено 12 видов, имеющих наиболее широкую экологическую амплитуду, однако не все они являются часто встречающимися видами, отмеченными в большем числе описаний, сделанных в этом районе. К числу таковых относятся *Cetraria islandica* (62%), *Thamnolia vermicularis* (42%), *Cladonia macroceras* (40%), *Cetraria laevigata* (38%), *Lobaria linita* (34%), *Cladonia uncialis* (32%), *Masonhalea richardsonii* (31%), *Cladonia amaurocraea* (30%), *Cladina arbuscula* (30%), *Sphaerophorus globosus* (25%).

Невысокий процент встречаемости видов по сравнению с равнинной тундровой территорией в нижнем течении р. Амгуэмы (Макарова, Катенин, 1979) объясняется бо́льшим богатством лихенофлоры и разнообразием экологических условий более южной и горной территории и как следствие этих обстоятельств — приуроченностью своеобразных групп видов к специфическим типам местообитаний. Так, в долине реки чаще всего встречаются *Cetraria delisei*, *Thamnolia vermicularis*, *Lobaria linita*, *Cladonia macroceras*, *Dactylina arctica*, т. е. в число 5 самых распространенных здесь видов попали 2, не являющиеся таковыми во всем районе. В некарбонатных горах наиболее часто отмечены *Cetraria islandica*, *Cladonia macroceras*, *Lobaria linita*, *Thamnolia vermicularis* — это те же виды, расположенные почти в той же последовательности, что и в списке наиболее часто встречающихся видов всего района. В карбонатных горах появились виды (*Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria laevigata*, *Dactylina arctica*), которые в списке для всего района занимают лишь 14-е и 15-е места. В приморских местообитаниях наиболее часты только 3 вида лишайников: *Cladonia macroceras*, *C. amaurocraea*, *Sphaerophorus globosus*. Эти виды есть в числе десяти, отмеченных в районе, и порядок их следования там такой же.

Таким образом, списки видов, наиболее часто встречающихся в отдельных элементах ландшафта, в разной степени отличаются от такого списка для района в целом и отражают специфику условий в этих элементах ландшафта.

Отсутствуют лишайники в осоковых, злаковых и разнотравных сообществах и группировках в засоленной приустьевой части долины реки и вдоль берега бухты; в кустарничково-злаково-разнотравных сообществах на сусликовинах и в заболоченных кустарничково-осоково-разнотравных сообществах на месте наледи в долине реки; в злаково-спирейном сообществе на склоне некарбонатных гор и в разнотравно-пушицевых зеленомошных и осоковых сфагновых сообществах на болотах у подножия южного склона этих гор.

Малое суммарное покрытие лишайники имеют в густых кустарничковых сообществах, в заболоченных и пойменных фитоценозах в долине реки и на осыпях на склонах гор. Только эпифитные лишайники отмечены в 22 описаниях долинных ивняков и склоновых ольховников.

Лишайники обильны и имеют большое покрытие в сообществах у подножия южного склона некарбонатного хребта, в нижней и верхней частях склона этого хребта, на галечных гривах в пойме и в единичных сообществах на приморском валу.

В ряде сообществ преобладают лишайники определенных жизненных форм. Так, листоватых лишайников много в ивняках в поймах реки и ручьев и между камней в поясе останцов. Кустистые лишайники встречаются обильно на гребне хребта, среди останцов в верхней части склона и между гранитных глыб у подножия склона хребта. Накипные лишайники обильны в нижней части склона хребта, на щебнистых террасах у его подножия и на галечных гривах в пойме.

Приуроченность видов лишайников к растительным сообществам прослежена в 8 группах фитоценозов, наиболее характерных для района, это — эпилитно-лишайниковые, дриадовые травяно-мохово-лишайниковые, ивовые (*Salix glauca*) куртинные, шикшевые, филлодоциевые нивальные, ольховые горные, ивовые пойменные и осоковые нивально-заболоченные сообщества.

Наибольшее суммарное число видов в группе фитоценозов (первое число в скобках) и среднее число видов в одном описании (второе число в скобках) отмечено в эпилитно-лишайниковых (71; 14) и дриадовых (63; 10) фитоценозах, а наименьшее — в долинных ивняках (4; 2) и осоковых (1; 2) сообществах.

В ольховых сообществах довольно много видов лишайников (41; 5). Различие в наборе видов лишайников в ольховниках на карбонатных и некарбонатных породах прямо не связано с химическим составом пород; так, в ольховниках на карбонатах есть *Peltigera aphthosa*, *P. malacea*, *Masonhalea richardsonii* и нет *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia uncialis*, обычных в ольховниках на кислых породах.

В долинных ивняках из-за наличия пойм мало эпифитов и подавлены напочвенные виды лишайников. В осоковых сообществах преобладают листоватые лишайники из родов *Peltigera*, *Lobaria*, гигрохионофиты — *Cetraria delisei*,

C. andrejevii, *C. islandica* и виды рода *Stereocaulon*. Для филлодоциевых сообществ (19; 8) характерна небольшая экологически однородная группа видов гигрохионофитов из родов *Stereocaulon* и *Cetraria*, а также *Masonhalea richardsonii*, *Cladonia macroceras*, *Cladina arbuscula*. В куртинных ивняках на щебнистых осыпях (28; 6) много видов из родов *Cetraria* и *Peltigera*, а также эпилитов из родов *Lecidea*, *Lecanora*. В шикшевых сообществах (35; 9) наиболее часто встречаются *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Lobaria linita*, *Masonhalea richardsonii*. Сообщества этого типа на склонах гор имеют лихенофлору богаче (31 вид), чем на высоких гривах в долине реки (24). В склоновых сообществах шикши представлены более мезофильные виды лишайников, что отражает наличие устойчивых снежного покрова и увлажнения на склонах гор.

В дриадовых сообществах наиболее распространены лишайники-хионофилы — *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *Lobaria linita*, *Thamnolia vermicularis*, однако набор видов в дриадниках на породах разного состава в горах и в долине реки различен. Так, в дриадниках в долине реки общее число видов лишайников меньше (14), отсутствуют *Cetraria islandica* и виды из рода *Stereocaulon*, но широко распространен *Cetraria delisei*. В дриадниках на карбонатах (15 видов) нет видов из родов *Stereocaulon* и *Peltigera*, но часто встречаются *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. tilesii*, есть *Dactylina ramulosa* и *Asahinea chrysantha*, отсутствующие в дриадниках из других местообитаний. Наибольшее число видов лишайников отмечено в дриадниках на склонах некарбонатных гор — 52 вида.

Среди видов, образующих лишайниковые тундры на крупнокаменистых россыпях, преобладают эпилитные и кустистые эпигейные лишайники. Первые растут на поверхности камней, вторые — в заснеженных понижениях между камнями.

Несмотря на то что при геоботанических работах выявляется далеко не вся лихенофлора, в сборах с побережья бухты Пенкигней насчитывается 174 вида, что в 2 раза превосходит число видов, собранных тем же коллектором и тем же методом в низовье р. Амгуэмы. В горном районе на побережье бухты Пенкигней на первом месте по числу видов стоит сем. *Lecideaceae*, содержащее преимущественно виды-эпилиты, занимающие во флоре равнины в низовье р. Амгуэмы пятое место. Первые 3 рода с наибольшим числом видов в обоих районах одинаковые, но дальше в списке родов в горном районе стоят роды *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Lecanora*, в то время как в равнинном — *Stereocaulon*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*. Набор высококонстантных видов на склонах некарбонатных гор наиболее близок к таковому во всем районе, а это означает, что лихенофлора этого ландшафтного выдела определяет лицо флоры всего района.

Наибольшее число видов лишайников встречено в составе широко распространенных в районе дриадовых тундр и менее распространенных сообществ лишайникового типа растительности.

Наиболее часто встречающиеся в районе виды лишайников не являются ценными кормовыми видами, а виды из родов *Cladonia* и *Cladina*, относящиеся к хозяйственной группе «ягелей», приурочены к трудно доступным местам — развалам камней у подножия и к гребню хребта, поэтому район Чукотского п-ова с богатой флорой лишайников нельзя считать богатым лишайниковыми кормами для домашнего оленя.

ЛИТЕРАТУРА

Катенин А. Е. (1980). Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 65, 3. — Макарова И. И. (1983а). Лишайники юго-востока Чукотского полуострова (бухта Пенкигней). Нов. сист. низш. раст., 20. — Макарова И. И. (1983б). О некоторых новых и интересных лишайниках с Чукотского полуострова. Нов. сист. низш. раст., 20. — Макарова И. И., Катенин А. Е. (1979). Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения р. Амгуэмы. Бот. ж., 64, 10. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5—6. — Almquist E. (1887). Die Lichenenvegetation der Küsten des Beringsmeers — Vega-expeditiones vetenskapliga jakttagelser (Die wissenschaftliche Ergebnisse der Vega-expedition, herausgegeben von A. E. Nordenskiold). IV, Stockholm. — Nylander W. (1884). Lichenes novi e Freto Beringii. I.

Lichenes novi e Konyambay. Flora, 42 (67). — N y l a n d e r W. (1888). Enumeratio Freti Beringii. Bul. Soc. Lin. Normandie, 4 ser., I, Gaen. — P o e l t J. (1973). Classification. In: The Lichens. N. Y. —London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1982.

SUMMARY

An annotated list of lichens (174 species), collected in the course of geobotanical studies on the vegetation of the south tundra type on the eastern limit of the Providensk mountain massif on the Island is given.

For each species the numbers of the landscape areas (I—IV) and of plant communities (1—84) in which it occurs are indicated. The list is analyzed with regard to species confinement to the substrate, landscape units and types of plant communities.

УДК (581.47+581.84) : 582.952.4

Э. С. Терехин, Т. И. Кравцова-Штрейс

КАРПОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *PHELIPANCHE* (*OROBANCHACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, T. I. KRAVTZOVA-SHTREJS.

CARPOLOGICAL AND ANATOMICAL STUDY OF THE GENUS *PHELIPANCHE (OROBANCHACEAE)*

На основе карпологических материалов и данных по анатомии стебля обсуждается таксономический ранг секции *Trionychon* рода *Orobanche*. Установлены закономерные различия между представителями секций *Trionychon* и *Osproleon* по особенностям плацентации, способу вскрывания плодов, строению чашечки и семенной кожуры, а также по распределению механических тканей стебля; степень этих различий соответствует родовому уровню в семействе заразиховых. Это свидетельствует в пользу предложенного A. Pomel и J. Soják выделения секции *Trionychon* в особый род *Phelipanche*. Предполагается, что секции *Gymnocaulis* и *Myzorrhiza*, включающие американских представителей рода *Orobanche* и характеризующиеся оригинальным сочетанием указанных признаков, могут быть выделены также в особый род *Aphyllon*.

В системе заразиховых род *Orobanche* L. занимает особое положение из-за большого числа видов (около 150) и разнообразия его представителей (Beck-Mannagetta, 1930; Новопокровский, Цвелев, 1958; Терехин, Никитичева, 1981, и др.). Систематики неоднократно высказывали сомнения в отношении естественных границ этого рода. A. Mitchell еще в 1748 г. (цит. по: A. Gray, 1878) выделил американских представителей рода *Orobanche* в особый род *Aphyllon* Mitch., позднее подтвержденный A. Gray (1878 и др.). Монограф семейства заразиховых G. Beck-Mannagetta (1930) выделил в особый род секцию *Kopsiopsis* G. Beck, но не признал достаточно обоснованным родовой ранг *Aphyllon*. Он не согласился также с предложением A. Pomel (1874) выделить в особый род *Phelipanche* секцию *Trionychon* Wallr. рода *Orobanche*. Однако J. Soják (1972), основываясь на материалах Pomel, все же счел целесообразным выделение этой секции в особый род *Phelipanche* Pom. Н. Н. Цвелев (1981) рассматривает секцию *Trionychon* в качестве подрода *Phelipanche* (Pom.) Tzvel. При этом остается неясным систематическое положение секций *Gymnocaulis* Nutt. и *Myzorrhiza* (Philippi) Beck, представители которых обитают в Северной Америке.

Таким образом, вопрос о таксономическом составе рода *Orobanche* является в настоящее время дискуссионным. Его разрешение во многом зависит от выяснения действительного таксономического ранга секции *Trionychon*.

Мы попытались изучить этот вопрос на основе карполого-анатомических данных, используя материалы экспедиционных сборов 1978—1981 гг., а также материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Были исследованы завязь, плод, строение чашечки, семенной кожуры представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* Wallr., а также некоторые особенности анатомического строения стебля у этих растений.

Строение гинецея и семенной кожуры изучали на микротомных срезах (толщина 10—12 мкм) семян и завязи, срезы окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем Ж. Анатомическое строение стебля изучали на сделанных от руки поперечных срезах верхней части стебля, окрашенных флороглюцином с серной кислотой и анилиновым голубым. Поверхность семян исследовали на сканирующем электронном микроскопе JSM-35.

Гинецей. Большинство родов заразиховых, независимо от числа составляющих гинецей плодолистиков различается по их соотношению с числом

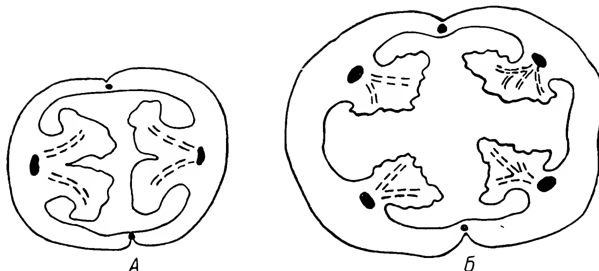


Рис. 1. Поперечные медианные срезы завязи.

А — *Orobanche sogdiana* (секция *Trionychon*), *Б* — *O. pallidiflora* (секция *Osproleon*).

плацент в завязи (Терехин, Никитичева, 1981). В том случае, когда каждый плодолистик несет две простые плаценты, это соотношение равно 1 : 2. Примерами могут служить представители *Diphelypaea* Nicols., *Conopholis* Wallr., *Epifagus* Nutt. (гинецей из 2 плодолистиков), *Cistanche* Hoffmgg. et Link, *Mannagettaea* H. Smith, *Phacellanthus* Sieb. et Zucc. (гинецей из 2 или 3 плодолистиков), *Platypholis* Maxim. (гинецей из 3 плодолистиков). Нередко плаценты смежных плодолистиков у заразиховых объединяются, в этом случае соотношение числа плодолистиков и числа составных плацент равно 1 : 1. Примерами являются представители *Christisonia* Gardn., *Gleadovia* Gamble et Prain (гинецей из 2 плодолистиков), *Boschniakia* C. A. Mey. (гинецей из 2 или 3 плодолистиков), *Xylanche* (Hook. f. et Thoms.) G. Beck (гинецей из 3 плодолистиков) и *Kopsiopsis* G. Beck (гинецей из 4 плодолистиков). Исключение составляют лишь два рода — *Aeginetia* L. и *Orobanche*, у представителей которых встречаются оба типа соотношений числа плодолистиков и числа плацент.

В диагнозе рода *Phelipanche* Pomel (1874) отмечал, что 4 плаценты в завязи представителей этого рода сближены попарно и могут частично сливаться. Вместе с тем он считал, что и у истинных представителей рода *Orobanche* (секция *Osproleon* в современном представлении) плаценты также попарно сближены в медианной части плодолистиков. По этому признаку секции *Trionychon* и *Osproleon* отличаются, по мнению Pomel (1874), от *Phelipaea* Desf. sect. *Cistanche* Walp. (род *Cistanche* в современном понимании). Основными же признаками, характеризующими род *Phelipanche*, следует признать, по его мнению, особенности строения чашечки и вскрывания плодов. Beck-Mannagetta (1890, 1930) также отмечал, что у видов секции *Trionychon* часто наблюдается объединение плацент, и в качестве наиболее наглядных примеров приводил *Orobanche arenaria* Borkh., *O. mutelii* F. Schultz, *O. schultzii* Mutel. Он не считал, однако, что этот признак четко разграничивает две секции, поскольку и у видов, не входящих в секцию *Trionychon*, плаценты могут быть в большей или меньшей степени объединены в основании или у вершины завязи.

Проведенное нами исследование (Терехин, Никитичева, 1981) показало, что в завязи представителей секции *Trionychon* (*Orobanche arenaria*, *O. bungeana* G. Beck, *O. purpurea* Jacq., *O. uralensis* G. Beck и др.) плаценты смежных плодолистиков не только сближены, но всегда образуют единую морфологическую структуру, у которой различима в большей или меньшей степени выраженная общая стерильная «ножка» плацент. В одних случаях (как, например, у *O. sogdiana* Novopokr.) такие плаценты снабжены одним синтетическим проводящим пучком (рис. 1, *А*), в других (*O. aegyptiaca* Pers., *O. caesia* Reichenb.) васкулярное снабжение объединенных плацент является еще раздельным и на поперечных срезах через медианную часть завязи в каждой составной плаценте можно видеть два сближенных, а иногда и почти слившихся проводящих тяжа. В отличие от данных Pomel (1874) у изученных нами представителей секции *Osproleon* (*Orobanche alsatica* Kirschl., *O. crenata* Forsk., *O. grossheimii* Novopokr., *O. kotschyi* Reut., *O. pallidiflora* Wimm. et Grab.) мы не наблюдали каких-либо признаков срастания плацент смежных плодолистиков (рис. 1, *Б*). Хотя в отдельных случаях (*O. sulphurea* Gontsch.) они имеют тенденцию к некоторому сближению, общее основание у таких плацент не образуется.

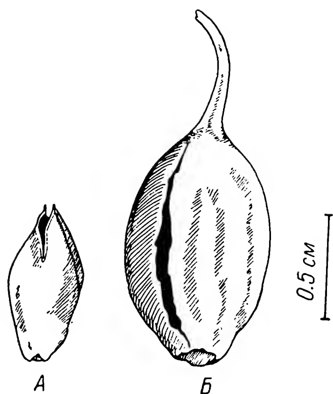


Рис. 2. Плоды некоторых представителей рода *Orobanche*.
А — *О. purpurea* (секция *Trionychon*), *Б* — *О. colorata* (секция *Osproleon*).

Можно сказать, что любой вид заразиховых характеризуется стабильностью соотношения числа плодолистиков и числа плацент. Что же касается рода *Orobanche*, то стабильность этих соотношений характерна и для его секций *Trionychon* и *Osproleon*. Кроме этого рода, лишь у одного вида из рода *Mannagettaea* (*M. hummelii* H. Smith) мы наблюдали в завязях растений одной популяции варьирование как числа плодолистиков, так и степени срастания плацент (Терехин, 1979).

Таким образом, различия организации плацентарных тканей в гинецее представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* рода *Orobanche* соответствуют уровню различий, которые характеризуют большинство родов заразиховых.

Плод. Как отмечал Pomel (1874), коробочка у представителей секции *Trionychon* рода *Phelipanche* вскрывается верхушечной (терминальной) щелью, которая «ломает» основание столбика. У видов же секции *Osproleon* (*Orobanche*, в понимании Pomel) плоды вскрываются боковыми щелями вдоль дорсальных пучков, при этом створки остаются соединенными на обоих концах плода и столбик сохраняется.

Наши исследования подтвердили наблюдения Pomel. У всех изученных 19 видов секции *Trionychon* зрелые плоды с терминальной щелью и отпадающим столбиком (рис. 2, *А*) (*Orobanche aegyptiaca*, *O. arenaria*, *O. bungeana*, *O. caesia*, *O. coelestis* Reut., *O. mutelii*, *O. orientalis* G. Beck, *O. purpurea*, *O. pulchella* (C. A. Mey.) Novopokr., *O. ramosa* L., *O. sogdiana*, *O. uralensis* и др.).

Плоды у исследованных 33 видов секции *Osproleon* вскрывались боковой щелью вдоль дорсальных пучков; столбик сохраняется при плоде (рис. 2, *Б*) (*O. alsatica*, *O. alba* Steph., *O. amoena* C. A. Mey., *O. coerulescens* Steph., *O. caryophyllacea* Smith, *O. camptolepis* Boiss. et Reut., *O. cernua* Loefl., *O. crenata*, *O. colorata* C. Koch, *O. elatior* Sutt., *O. gracilis* Smith, *O. gamosephala* Reut., *O. gigantea* (G. Beck) Gontsch., *O. grossheimii*, *O. hansii* A. Kerner, *O. hederae* Duby, *O. kotschyi*, *O. lutea* Baumg., *O. pubescens* D' Urv., *O. rosea* Tzvel. и др.).

Можно отметить при этом различия формы плодов в этих таксонах. У видов секции *Trionychon* плоды симметричные, более или менее яйцевидные, с одной продольной (несколько раздваивающейся к основанию) бороздой по границе смежных плодолистиков. В секции *Osproleon* плоды более или менее удлиненно-овальные или даже цилиндрические, в большей или меньшей степени асимметричные (с более выпуклой вентральной стороной) и двумя продольными углублениями по краям смежных плодолистиков.

Как показывают наши наблюдения, продольные углубления на плодах располагаются напротив основания простых (у видов секции *Osproleon*) или составных (у видов секции *Trionychon*) плацент. Четыре продольные борозды (по 2 на каждом плодолистике) характерны для плодов с простыми плацентами и соответствуют уже известному нам соотношению 1 : 2, тогда как две продольные борозды характерны для плодов с составными плацентами и соответствуют соотношению 1 : 1.

Следовательно, секции *Trionychon* и *Osproleon* четко различаются между собой по таким особенностям строения и вскрывания плодов, которые характерны для плодов разных родов заразиховых. Так, терминальное вскрывание характерно для плодов в родах *Epifagus* и *Kopsiopsis*, тогда как латеральные щели вдоль дорсальных пучков образуются, например, у родов *Boschniakia*, *Cistanche* и *Diphelypaea*. Интересно отметить, что латеральные щели в плодах *Cistanche* продолжаются и в нижнюю часть столбика, расщепляя ее на 2 или 3 доли. Возможно, это свидетельствует об эволюционном переходе от латерального к терминальному типу вскрывания плодов.

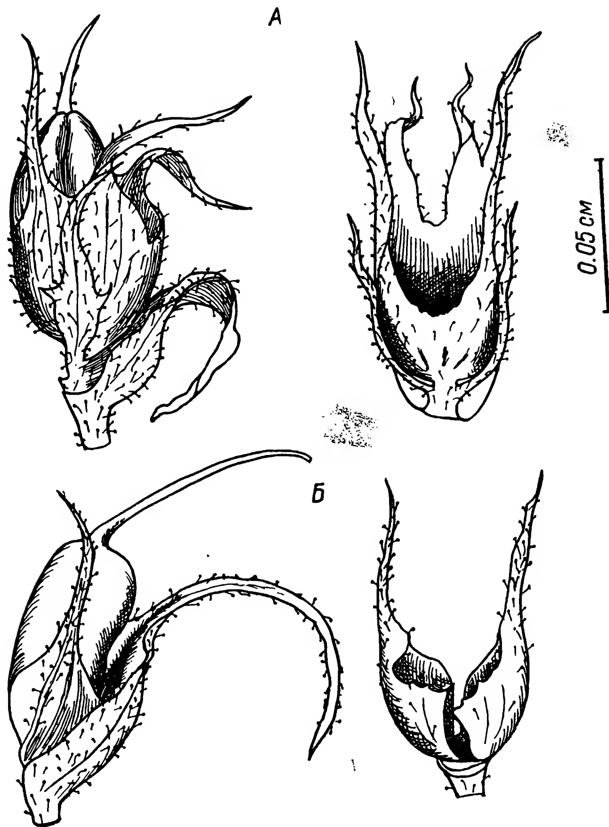


Рис. 3. Строение чашечки некоторых представителей рода *Orobanche*.
А — *O. orientalis* (секция *Trionychon*), *Б* — *O. hederae* (секция *Osproleon*).

Чашечка. Чашечка у заразиховых всегда остается при плодах. Систематики семейства заразиховых придают большое значение строению чашечки, которое нередко является одним из основных элементов диагноза рода (Pomel, 1874; Beck-Mannagetta, 1930; Новопокровский, Цвелев, 1958; Попов, 1958, и др.). Более того, некоторые исследователи заразиховых считают возможным использовать признаки строения чашечки в качестве основы для выяснения филогенетических связей в семействе (Maximowicz, 1886; Smith, 1933; Hu, 1939).

Рассмотрим строение чашечки у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* более подробно. Согласно описанию Цвелева (1981), чашечка у видов подрода *Phelipanche* (Pom.) Tzvel. (секция *Trionychon* Wallr.) сростнолистная, колокольчатая, с 4—5 зубцами; по ее бокам имеются два прицветничка (рис. 3, *А*). Характерные особенности чашечки в секции *Trionychon* выявляются уже на ранних этапах развития бутонов.

Чашечка у видов секции *Osproleon* более вариабельна. Обычно она представлена двумя вполне раздельными долями (рис. 3, *Б*), часто расходящимися ко времени созревания плода более на его дорсальной, чем на вентральной сторонах. Каждая доля чашечки имеет 1 или 2 зубца. В последнем случае часто наблюдается характерная асимметрия: вентральные зубцы долей обычно менее развиты (*O. lutea* и др.). У некоторых видов секции *Osproleon* наблюдается срастание оснований долей чашечки либо на вентральной (как у *O. hymenocalyx* Reut., *O. schelkovnikovii* Tzvel.), либо на дорсальной (как у *O. transcaucasica* Tzvel.) стороне. У *O. gamosepala* и *O. connata* C. Koch срастание долей чашечки происходит на обеих сторонах, тем не менее две доли чашечки всегда остаются ясно выраженными. В процессе развития чашечки срастание ее долей выявляется далеко не всегда. Так, у *O. teucrii* Schultz сегменты чашечки обычно свободные, реже спереди сросшиеся, у *O. gamosepala* доли чашечки со стороны

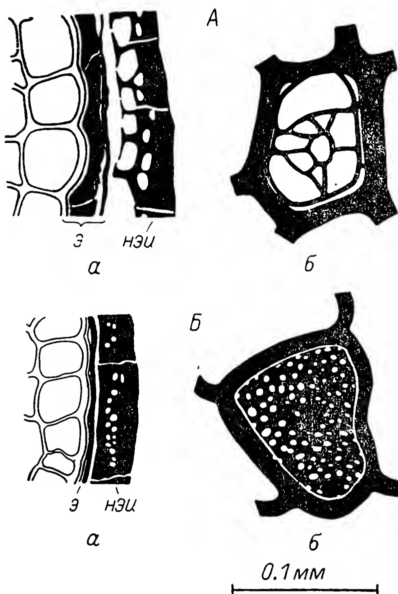


Рис. 4. Строение семенной кожуры некоторых представителей рода *Orobanche*.

А — *O. purpurea* (секция *Trionychon*); *Б* — *O. hederae* (секция *Osproleon*): *а* — семенная кожура на продольном срезе семени, *б* — внутренняя тангентальная стенка клетки наружной эпидермы интегумента; *э* — эндотелий, *нэи* — наружная эпидерма интегумента.

оси соцветия иногда остаются свободными. Это свидетельствует о том, что во всех случаях у видов секции *Osproleon* сохраняется основной тип строения чашечки, состоящей из двух морфологически обособленных долей.

У других родов заразиховых при всем их разнообразии в организации чашечки можно выделить такие же два основных типа: сростнолистную, с прицветничками или без них (*Boschniakia*, *Christisonia*, *Cistanche*, *Conopholis*, *Diphelypaea*, *Epifagus*, *Kopsiopsis*, *Xylanche*), и чашечку, разделенную на 2 или 3 доли (*Phacellanthus*, *Platypholis*). Таким образом, различия в строении чашечки у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* находятся на уровне межродовых различий в семействе заразиховых, что можно считать еще одним свидетельством в пользу целесообразности выделения секции *Trionychon* в особый род *Phelipanche*.

Семенная кожура. Наши исследования строения семени у заразиховых (Терехин, Никитичева, 1981), выполненные при участии Т. И. Кравцовой-Штрейс, показали, что семена представителей секции *Trionychon* и *Osproleon* существенно различаются по некоторым особенностям строения семенной кожуры. Для представителей рода *Orobanche* в целом характерна семенная кожура, происходящая из двух слоев интегумента: его наружной и внутренней эпидермы. Двуслойная семенная кожура характерна также и для некоторых других родов заразиховых (*Aeginetia*, *Boschniakia*, *Mannagettaea*, *Epifagus* и др.). При общности происхождения этих основных слоев семенной кожуры у представителей этих двух секций рода *Orobanche* они различаются по своим особенностям. Как показали наши исследования, для видов секции *Trionychon* (*O. aegyptiaca*, *O. purpurea* и др.) характерна семенная кожура со значительно утолщенным эндотелием (преобразованным интегументальным тапетумом). Например, в средней части семени толщина эндотелия у *O. purpurea* составляет 6—8 мкм. Эпидермальные клетки характеризуются сетчатыми утолщениями внутренних тангентальных стенок (рис. 4, *А*, *а*, *б*).

За редкими исключениями видам секции *Osproleon* (*O. hederae*, *O. coerulescens* и др.) свойственна семенная кожура с более тонким эндотелием, до 3—4 мкм в средней части семени у *O. hederae* (исключение *O. colorata*), и внутренней тангентальной стенкой клеток эпидермы с более или менее густо расположенными мелкими или относительно крупными порами (рис. 4, *Б*, *а*, *б*). Лишь у некоторых видов (*O. camptolepis*, *O. sulphurea*) утолщения внутренних тангентальных стенок клеток эпидермы формируют на отдельных участках семени сетчатую структуру.

Как было показано ранее (Granel de Solignac, 1970; Терехин, Никитичева, 1981), подобные различия в строении эндотелия и вторичных утолщений стенок клеток эпидермы характеризуют как роды заразиховых, так и секции рода *Orobanche*. Таким образом, различия в строении семенной кожуры у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* соответствуют уровню различий между родами заразиховых.

Изучение поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа дает дополнительный материал, подтверждающий существенные различия между двумя этими секциями. Ультраструктура поверхности ячей (кле-

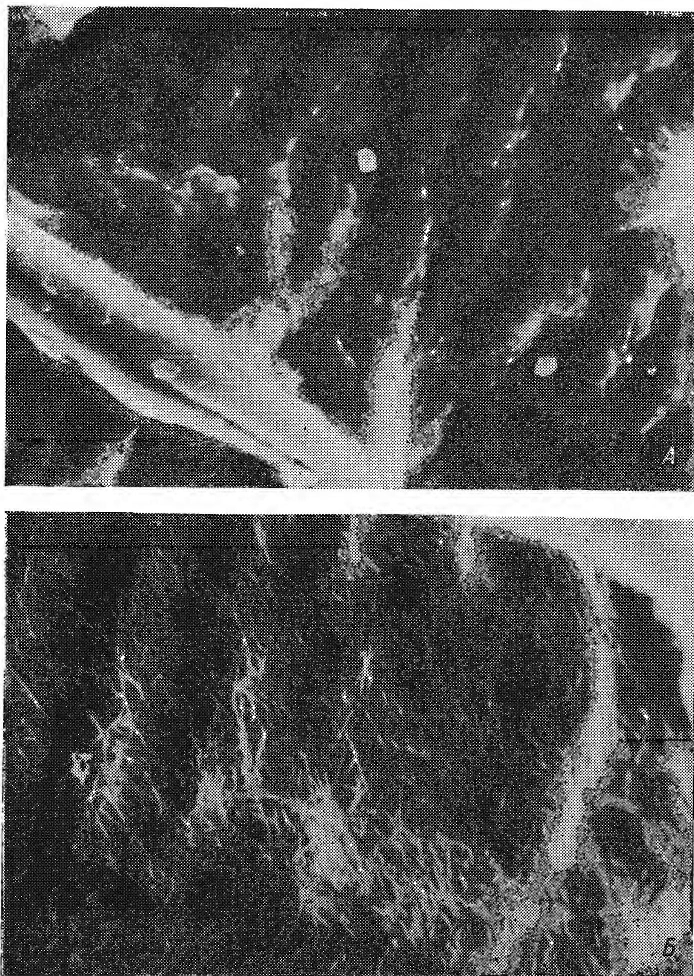


Рис. 5. Ультраструктура внутренней поверхности ячей семенной кожуры *Orobanche* в сканирующем электронном микроскопе.

А — *O. camptolepis* (секция *Osproleon*), *Б* — *O. septemloba* (секция *Trionychon*).

ток эпидермы) волокнистая или редковолокнистая, почти гладкая у видов секции *Trionychon* (*O. septemloba* (G. Beck) Tzvel., рис. 5, *Б*) и зернистая или мелкозернистая у видов секции *Osproleon* (*O. camptolepis*, рис. 5, *А*).

А н а т о м и я с т е б л я. Beck-Mannagetta (1890) отметил четкие различия в анатомическом строении стебля у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon*. Они касаются распределения механических тканей. Стебли у видов секции *Osproleon* характеризуются одним (внутренним) кругом склеренхимы. Это подтвердила P. Tate (1925) на примере *Orobanche hederae*. В стеблях растений из секции *Trionychon* склеренхима располагается двумя кругами как с внутренней, так и с внешней сторон проводящих пучков. Наши исследования (Терехин и др., 1981) также подтвердили существование четких различий в распределении склеренхимы в стеблях растений из обеих упомянутых выше секций рода *Orobanche*. Представители секции *Trionychon* по характеру распределения механических тканей в стебле (рис. 6, *А*, *а*, *б*) сходны с видами родов *Boschniakia* (*B. rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.), *Kopsiopsis* (*K. strobilacea* (A. Gray) G. Beck), *Xylanche* (*X. himalaica* (Hook. f. et Thoms.) G. Beck). В то же время строение стебля у представителей секции *Osproleon* (рис. 6, *Б*, *а*, *б*) сходно с таковым у видов родов *Cistanche* (*C. salsa* (C. A. Mey.) G. Beck), *Diphelypaea* (*D. coccinea* (Bieb.) Nicols.). Можно заключить, что различия в строе-

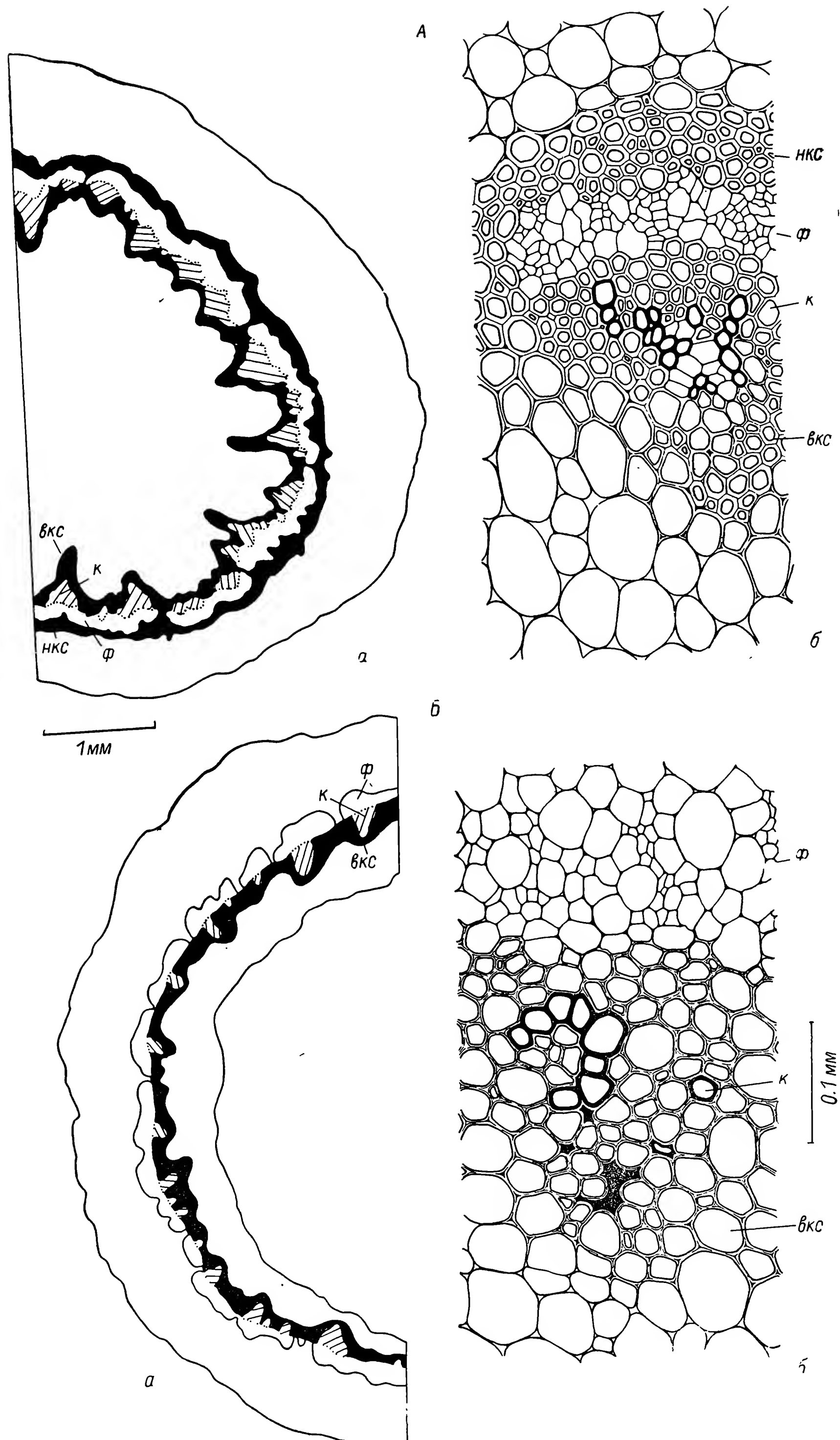


Рис. 6. Поперечные срезы верхней части стебля некоторых представителей рода *Orobanche*.

А — *O. sogdiana* (секция *Trionychon*), *Б* — *O. vulgaris* (секция *Osproleon*); *а* — схема, *б* — фрагмент; *вкс* — внутренний круг склеренхимы, *нкс* — наружный круг склеренхимы, *к* — ксилема, *ф* — флоэма.

нии стеблей у видов секций *Trionychon* и *Osproleon* также находятся на уровне различий в строении стебля некоторых родов заразиховых.

Как показали результаты проведенного исследования, степень различий в строении гинецея, плода, чашечки, семенной кожуры и анатомии стебля

у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* рода *Orobanche* соответствует межродовому уровню для семейства заразиховых. Это говорит в пользу предложения Pomel (1874) и Soják (1972) о необходимости выделения секции *Trionychon* в особый род *Phelipanche* Pom. Цитогенетические и палинологические данные, краткий обзор которых проведен в работах J. Thieret (1971), Э. С. Терехина и З. И. Никитичевой (1981), не противоречат этому выводу. Современный уровень эколого-географической изученности секций *Trionychon* и *Osproleon* (экологическая ниша, ареалы, круг растений-хозяев) недостаточен для сколько-нибудь определенных заключений о таксономическом ранге секций. Тем не менее можно отметить, что многие виды секции *Trionychon* тяготеют к более сухим местообитаниям, с относительно невысоким и негустым травостоем, а часто и к гористой местности. Виды секции *Osproleon* нередко обитают в районах с относительно более влажным климатом, иногда под пологом леса. Мы предполагаем, что эти различия (как и различия в способах вскрывания плодов) связаны с особенностями диссеминации (анемохории) этих растений: возможно, с различной интенсивностью воздушных потоков в типичных местообитаниях видов из разных секций или, правильнее, родов. В свою очередь способы вскрывания плодов, вероятно, обусловливают различия в строении чашечки, расположении и строении плацент и т. д.

Нельзя не отметить также, что границы ареалов видов секции *Osproleon* в целом проходят севернее и восточнее границ ареалов видов секции *Trionychon*. Значительное совмещение ареалов этих таксонов не может являться существенным аргументом в пользу их близкого родства, поскольку подобная ситуация свойственна и другим заразиховым. Так, например, совпадают в значительной степени ареалы родов *Orobanche* (секции *Trionychon* и *Osproleon*) и *Cistanche*; ареал рода *Diphelypaea* не выходит за границу ареалов ряда видов рода *Orobanche* и т. д.

Различия в таксономическом составе растений-хозяев видов из секций *Trionychon* и *Osproleon* также не всегда отчетливы, но подобное положение можно наблюдать и у некоторых видов из хорошо обособленных родов *Orobanche* и *Cistanche*. Вопросы анализа таксономического состава растений-хозяев заразиховых требуют специального исследования, особенно учитывая их далеко не полную изученность на сегодняшний день.

Предлагаемые Pomel (1874) и Soják (1972) изменения в таксономическом составе рода *Orobanche* тесно связаны с вопросом о таксономическом ранге американских представителей этого рода (секции *Gymnocaulis* и *Myzorrhiza*). По ряду признаков они ближе к секции *Trionychon* (сростнолистная чашечка, терминальное вскрывание плодов и др.), по некоторым другим (особенности плацентации, толщина эндотелия в семенной оболочке) более сходны с представителями секции *Osproleon*. Имеют они и свои отличительные черты (некоторые особенности строения чашечки и вторичных утолщений клеток эпидермы семени и др.).

Представляется целесообразным в этой связи вновь рассмотреть с привлечением современных данных предложенное в свое время *Mitchell* (1748, цит. по: Gray, 1878) и A. Gray (1878) выделение секций *Gymnocaulis* и *Myzorrhiza* в особый род *Aphyllon* или по крайней мере точнее определить их положение в ситуации, предусматривающей обособление рода *Phelipanche*.

Авторы благодарны В. И. Грубову, В. П. Бочанцеву, Т. Н. Поповой, Н. Н. Цвелеву, а также В. А. Николаеву и Н. В. Ченцовой, Е. В. Дрожжиной, Л. А. Карцевой за содействие и помощь в подготовке данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. (1958). Сем. *Orobanchaceae*. В кн.: Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г. (1958). Род *Mannagettaea* H. Smith. В кн.: Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Терехин Э. С. (1979). Эмбриология *Orobanchaceae*. III. *Mannagettaea hummelii* H. Smith. Бот. ж., 65, 10. — Терехин Э. С., Кравцова Т. И., Василевская В. К. (1981). О систематическом значении некоторых особенностей строения и биологии побегов заразиховых (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 66, 7. — Терехин Э. С., Никитичева З. И. (1981). Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1981). Сем. *Orobanchaceae*. В кн.:

Флора европейской части СССР, 5. Л., Наука. — Beck-Mannagetta G. (1890). Monographie der Gattung *Orobanche*. Cassel. — Beck-Mannagetta G. (1930). *Orobanchaceae* In: Engler A. Das Pflanzenreich, 4, 96. Leipzig. — Granel de Solignac L. (1970). Réchèrches de caractères nouveaux pour la classification des *Orobanchacées*. Nat monospeliensia, ser. Bot., 21. — Gray A. (1878). *Orobanchaceae* in synoptical flora of North America, 1. — Hu H. H. (1939). *Tienmyja*, a new genus of *Orobanchaceae* of Southeastern China. Bul. Fanmemorial Inst. Biol., bot. ser., 9, 1. — Maximowicz C. I. (1886). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV. Mel. biol. Acad. St.-Petersb., 12. — Pomel A. (1874). Nouveaux materiaux pour la flore Atlantique. Paris. — Smith H. (1933). Plantae sinensis. XXVI. *Orobanchaceae*. Medd. Got. Not. Trad., 8. — Soják J. (1972). Nomenklatoricke poznamky (Phanerogamae). Casop. Narodn. Muz. (Praha), odd. Prirod., 140, 3—4. — Tate P. (1925). On the anatomy of *Orobanche hederae* Duby and its attachment to its host. New Phytologist, 24. — Thieret J. W. (1971). The genera of *Orobanchaceae* in the South-eastern United States. J. Arnold Arboretum, 5,3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1982.

SUMMARY

The differences in the structure of gynoecium, fruit, calyx, seed coat and stalk between representatives of the sections *Trionychon* Wallr. and *Osproleon* Wallr. of the genus *Orobanche* L. are considered. The conclusion by A. Pomel (1874) and J. Soják (1972) about the possibility of distinguishing the section *Trionychon* as separate genus *Phelipanche* (Pom.) Soják is supported. We suggest also to raise again the question about the possibility of distinguishing american species of the genus *Orobanche* (sections *Gymnocaulis* Nutt. and *Myzorrhiza* (Philippi) G. Beck) as separate genus *Aphyllon* Mitch.

УДК 581.45 : 58 (4—191) (47)

Т. К. Горышина, Р. М. Драшкович, З. А. Сёке

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛИСТОПАДНЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

T. K. GORYSHINA, R. M. DRASKOVITS, Z. A. SZÖKE.
COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF CHLOROPHYLL CONTENT IN LEAVES OF HERBACEOUS PLANTS OF DECIDUOUS FORESTS IN CENTRAL AND EASTERN EUROPE

На основании исследований в буковых и дубовых лесах ВНР и в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.) установлено сходство в количестве и сезонной динамике хлорофилла в листьях лесных травянистых растений, обитающих в обоих районах в сходных пространственных и сезонных экологических нишах. Различия (в основном в динамических характеристиках) связаны с климатическими особенностями районов, определяющими сроки и скорость сезонного развития древесных ярусов и, следовательно, различную динамику освещенности под пологом лесов.

Продукционная деятельность растений и связанные с ней структурно-функциональные адаптации определяются условиями занимаемых растениями пространственных и сезонных экологических ниш. На примере лесостепной дубравы было показано, что в листопадном лесу у растений нижних ярусов четко выражены признаки ассимиляционного аппарата и фотосинтетической деятельности, отражающие приспособление к условиям освещенности в определенную сезонную фазу развития леса (Горышина, 1975, и др.). Сезонная смена освещенности под пологом леса — явление, общее для листопадных лесов, поэтому и в других их типах и районах распространения можно ожидать сходных черт в строении и продукционной деятельности травянистых растений. Вместе с тем различия в темпах сезонного развития листопадных деревьев в районах с разным климатом и связанные с ними различия в сезонной динамике освещенности под пологом леса, которые проявляются как в календарных сроках, так и в скорости изменения световых условий, не могут не наложить отпечатка на особенности фотосинтетического аппарата лесных травянистых растений.

Настоящая работа, выполненная по плану творческого содружества между Ленинградским государственным университетом им. А. А. Жданова и Будапештским университетом им. Этвеша Лоранда (ВНР), имеет целью выявление сходства и различия в эколого-физиологических особенностях лесных растений листопадных лесов Центральной и Восточной Европы.

Материал и методика

Исследования проводили в 1977—1981 гг. в ВНР в двух районах: 1) в буковом лесу урочища Баконь, близ г. Веспрем в западной части ВНР; возраст древостоя около 100 лет, ассоциация Fagetum melitti,[1] почвы бурые выщелоченные на лёссе; преобладающие виды в травяном покрове: весной — *Anemone ranunculoides*, *Dentaria enneaphyllos*, *Corydalis cava*, летом — *Oxalis acetosella*, *Asperula odorata*, *Carex pilosa*; 2) в грабово-дубовом лесу урочища «Будайские горы» (окрестности Будапешта); возраст древостоя около 150 лет, ассоциация Carpineto-Quercetum (petraeae) pannonicum; почвы коричневые лесные на

[1] Выделены по системе Браун-Бланке.

доломитах; в травяном покрове доминируют: весной — *Corydalis halleri*, *Ficaria verna*, летом — *Galeobdolon luteum*, *Lamium maculatum*, *Geum urbanum*. Для сравнения использованы материалы, полученные в 1973—1978 гг. в лесостепной дубраве заповедника «Лес на Ворскле» (Белгородская обл., СССР — Горышина, 1975; Заботина, 1973, 1978). Возраст древостоя на пробной площади — 200—250 лет, ассоциация Tilieto—Quercetum (roboris) aegopodiosum; почвы серые лесные на лёссовидных суглинках. Весной в травяном покрове господствуют *Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Ficaria verna*, летом — *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum*.

Более подробно природные условия и растительность лесных участков, в которых проводились исследования, описаны в работах Ю. Н. Нешатаева и др. (1974), З. Сёке и Р. Драшкович (1979), R. M. Draskovits (1979).

В течение ряда лет проводили наблюдения сезонной динамики световых условий — измерения люксметром абсолютной освещенности под пологом леса и вычисление относительной в процентах от освещенности на открытом месте. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях определяли спектрофотометрическим методом, в «Лесу на Ворскле» — для некоторых видов также и колориметрическим методом Т. Н. Годнева (1952). У основных видов исследовали количественные характеристики строения листьев и пластидного аппарата листа.

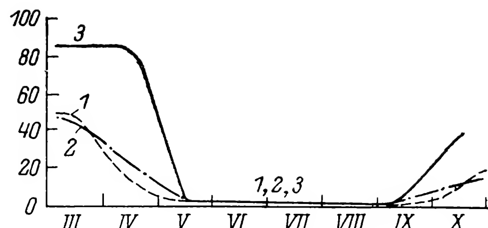
Результаты исследования и обсуждение

Сезонный ритм освещенности в исследованных лесах, во многом определяющий структурно-функциональные черты травянистых растений, показан на рис. 1. В разных районах он имеет однотипный характер, выражающийся в смене нескольких фаз: светлой весенней (в безлистном лесу), переходной — с падением освещенности по мере развертывания листьев на деревьях, летней теневой, осеннего осветления с началом листопада. Динамика освещенности очень сходна в венгерских буковых и дубовых лесах (рис. 1, *1* и *2*). Весной здесь даже в необлиственном лесу под полог попадает не более 50% радиации. Из-за раннего начала весны и ее медленного хода в районах, испытывающих климатическое влияние Атлантики, снижение освещенности под пологом начинается уже в середине марта. Затенение нарастает очень постепенно, поскольку развитие листвы на деревьях длится около 1.5 месяца. Напротив, в лесостепной дубраве, где черты континентального климата (более долгая и суровая зима, устойчивый снеговой покров и др.) обусловливают позднее наступление весны, облиствение древесных пород начинается только в конце апреля—начале мая. В связи с быстрым подъемом температуры и «взрывным» характером весны падение освещенности в травяном покрове идет стремительно, что хорошо видно из крутизны кривой *3* на рис. 1. Поскольку в безлистной дубраве относительная освещенность весной довольно велика (до 80% и более в основном из-за отсутствия сомкнутого подлеска и густого подроста), контраст в освещенности в весеннюю и летнюю фазы здесь значительно резче, чем в лесах Венгрии. В летнюю фазу затенение одинаково сильно во всех трех местообитаниях (относительная освещенность в среднем составляет около 1%). Осеннее осветление наступает в лесостепной дубраве раньше и развивается быстрее из-за более раннего листопада.

Соотношение фенологического развития лесных трав с динамикой освещенности под пологом леса в исследованных районах в общих чертах сходно: в светлую весеннюю фазу развиваются ранневесенние эфемероиды (в европейской литературе их принято именовать весенними геофитами), в летнюю теневую — длительновегетирующие теневыносливые виды. Однако в результате климатически обусловленных различий в темпах облиствения древесных ярусов имеются и существенные различия в условиях освещенности для отдельных сезонных групп. Как мы уже отмечали на примере *Corydalis halleri* (Горышина, Сёке, 1982), эфемероиды в дубовых лесах Венгрии почти весь фенологический цикл проходят в необлиственном лесу, а в лесостепной дубраве СССР во второй половине вегетации они попадают в значительное затенение, что требует быстрой перестройки ассимиляционного аппарата.

Рис. 1. Сезонное изменение относительной освещенности под пологом леса.

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — освещенность, проценты к освещенности на открытом месте. *1* — буковый лес (ВНР, Баконь), *2* — грабово-дубовый лес (ВНР, Будайские горы), *3* — липово-дубовый лес (СССР, «Лес на Ворскле»).



Содержание хлорофилла в листьях лесных трав в апогее их сезонного развития показано в таблице. Наибольший интерес для сравнения представляет количество пигментов в 1 г сухой массы — показатель, который ближе всего отражает концентрацию хлорофилла в тканях и на котором не сказывается влияние особенностей структуры листа или его оводненности. В целом уровень обеспеченности листа пигментами в травяном покрове сходен в буковых лесах Венгрии и лесостепной дубраве СССР. Обращают на себя внимание и некоторые локальные особенности. Так, в листьях эфемероидов буковых лесов заметно больше хлорофилла (13—18 мг$\cdot$г$^{-1}$). Нельзя не связать этот факт со значительным затенением в буковом лесу даже в его безлистной фазе. Напротив, летневегетирующих трав (*Campanula trachelium*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys sylvatica*), весьма богатых хлорофиллом, больше в дубраве, чем в буковом лесу. Примечательно, что общий для двух местообитаний вид *Asperula odorata* в дубраве также содержит хлорофилла в листьях в 1.5 раза больше. Эту разницу нельзя объяснить световыми условиями, ибо, как уже было сказано выше, летом затенение в дубраве не больше, чем в буковом лесу. Скорее можно думать о влиянии почвенных условий — серые лесные почвы богаче азотом. Отметим, что названные виды не играют существенной роли в травостое дубравы. Доминирующие виды *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum* имеют в листьях примерно такое же количество хлорофилла, как и доминанты травостоя букового леса *Asperula odorata*, *Oxalis acetosella*, поэтому в целом травяной покров в обоих типах леса летом содержит близкие количества хлорофилла, что хорошо видно по сходству величин для смешанного образца — общей пробы листьев из укосов на пробных площадках.

Сравнение содержания хлорофилла в расчете на единицу площади листа в разных типах леса при разном видовом составе затруднительно из-за различия структуры листа у разных видов. Заслуживают внимания меньшие значения этого показателя в дубраве у *C. pilosa*, *A. odorata*, чем в буковом лесу, тогда как содержание хлорофилла в 1 г сухой массы у *C. pilosa* одинаково в обоих местообитаниях, а у *A. odorata* выше в дубраве. Это означает, что оба вида в дубраве имеют более тонкую листовую пластинку, чем в буковом лесу (что подтверждается меньшей массой 1 дм^2 листа), т. е. более «теневую» структуру.

Сезонные изменения содержания хлорофилла в травяном покрове (рис. 2) имеют общую для обоих районов тенденцию: повышение количества пигментов в листьях от весны к лету по мере увеличения затенения. Оно хорошо заметно при сравнении групп ранневесенних и летних видов, а также по возрастанию пигментов в смешанном образце у летневегетирующих видов. Более подробные исследования в дубовых лесах ВНР и лесостепи СССР показали также сходство в деталях сезонной динамики хлорофилла в пределах отдельных феноритмотипов. Так, у ранневесенних видов (рис. 3) одинаково изменяется содержание пигментов в единице массы листа по мере развития растений: пик приходится на фазу цветения, а в конце вегетации наступает небольшое снижение, что, очевидно, объясняется уменьшением числа пластид в листе (Горышина, Пружина, 1978; Горышина, Сёке, 1982). В то же время содержание хлорофилла в одном хлоропласте продолжает увеличиваться вплоть до заключительных фенофаз, что можно рассматривать как адаптацию к надвигающемуся затенению.

У медуницы *Pulmonaria obscura*, имеющей разные сезонные генерации листьев, обнаруживается существенное повышение содержания хлорофилла в летних листьях по сравнению с весенними в дубовых лесах обоих районов

Содержание хлорофилла в листьях лесных травянистых растений (I — ВНР, Баконь, буковый лес; II — СССР, «Лес на Ворскле», липово-дубовый лес)

Вид	Хлорофилл, мг		Сухая масса 1 дм² листа, мг
	в 1 дм²	в 1 г сухой массы	
I			
Ранневесенние эфемероиды			
Anemone ranunculoides	3.06	12.83	238
Corydalis cava	2.98	15.94	204
Dentaria enneaphyllos	3.26	17.62	187
Летневегетирующие виды			
Смешанный образец, поздняя весна (начальные фенофазы)	3.23	6.74	
Смешанный образец, лето		16.72	
Asperula odorata	3.83	14.93	259
Carex pilosa	4.21	8.19	516
Circaea lutetiana	2.36	18.67	153
Galeobdolon luteum	3.02	14.74	207
Oxalis acetosella	2.12	14.91	142
Viola sylvestris	2.98	14.91	199
II			
Ранневесенние эфемероиды			
Смешанный образец		10—11	
Corydalis halleri	2.36	12.10	160
Scilla sibirica	3.30	9.51	363
Ficaria verna	2.54	10.78	
Летневегетирующие виды			
Смешанный образец, лето		14—16	
Asperula odorata	2.69	22.64 * / 17.4	118
Carex pilosa	2.99	8.00 / 9.7	373
Aegopodium podagraria	2.70	16.99 / 18.8	158
Asarum europaeum	4.49	15.86 / 18.4	283
Campanula trachelium	3.00	24.80	120
Scrophularia nodosa	3.84	23.90 / 25.7	160
Stachys sylvatica	2.74	27.90	98
Stellaria holostea	3.61	18.33 / 18.6	196

* В знаменателе — данные колориметрических определений по методу Годнева (1952).

(рис. 4, *1*). Отметим, что в лесостепной дубраве сезонные различия в количестве пигментов в одном хлоропласте выражены резче, что, возможно, так же как и более существенная разница в содержании хлорофилла у видов двух сезонных синузий, отражает бóльший контраст между весенними и летними световыми условиями в дубраве.

У летневегетирующих видов в обоих местообитаниях сходна динамика накопления хлорофилла в онтогенезе листьев, представляющая частный случай сезонной динамики пигментов в лесном травяном покрове. Это хорошо видно и на примере *Asarum europaeum* (рис. 4, *2*) и других видов (рис. 2). Интересно, что у большинства летневегетирующих растений высокое содержание хлорофилла сохраняется (а у некоторых даже повышается) и в период осеннего осветления. К этому времени основная фотосинтетическая деятельность трав

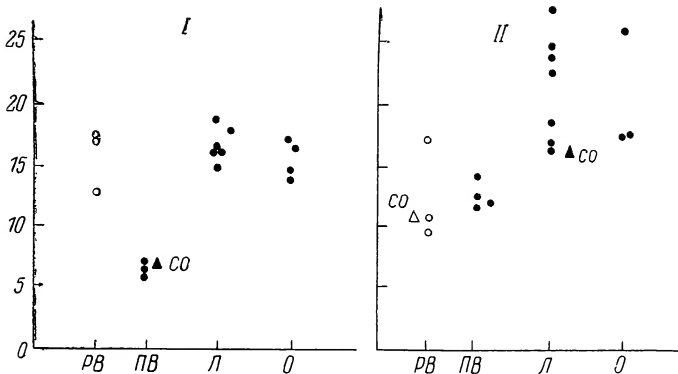


Рис. 2. Содержание хлорофилла (мг·$г^{-1}$ сухой массы) в листьях лесных травянистых видов в разные периоды вегетационного сезона.

I — буковый лес (Баконь), *II* — липово-дубовый лес («Лес на Ворскле»). *РВ* — ранняя весна, *ПВ* — поздняя весна, *Л* — лето, *О* — осень. *Белые кружки* — ранневесенние эфемероиды, *черные* — летневегетирующие травы. *со* — смешанный образец.

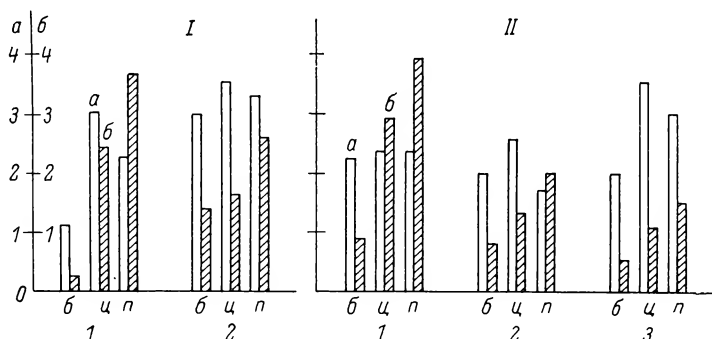


Рис 3. Сезонная динамика содержания хлорофилла в мг·$дм^{-2}$ (*а*) и в мг·10^{-9}·$хлоропласт^{-1}$ (*б*) в листьях ранневесенних эфемероидов.

I — грабово-дубовый лес (Будайские горы), *II* —липово-дубовый лес («Лес на Ворскле»). *1* — *Corydalis halleri*, *2* — *Ficaria verna*, *3* — *Scilla sibirica*. Фенофазы: *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение.

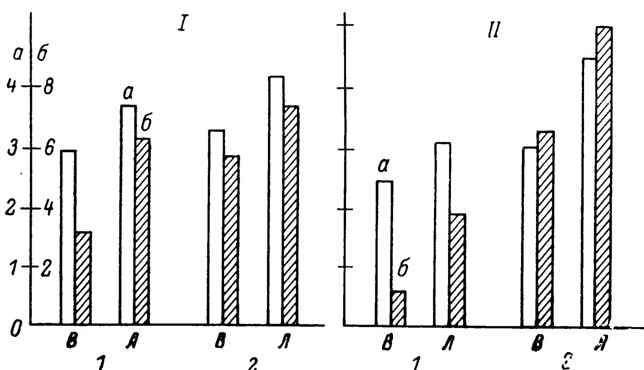


Рис. 4. Содержание хлорофилла в листьях *Pulmonaria obscura* (*1*) и *Asarum europaeum* (*2*).

В — весной, *Л* — летом. Остальные обозначения, как на рис. 3.

закончена и перестройки ассимиляционного аппарата, очевидно, не являются необходимыми. Осенний распад пигментов у большинства лесных трав мало выражен. Многие виды сохраняют зеленые листья зимой не только в условиях мягкой зимы Западной и Центральной Европы, но и в дубравах восточноевропейской лесостепи (Горышина, 1975).

На основе приведенных материалов можно говорить о большом сходстве одной из существенных характеристик фотосинтетического аппарата лесных травянистых растений — содержания пигментов в листьях — в сходных экологических нишах центрально-европейских и восточно-европейских листопадных лесов. Существующие различия касаются в основном динамических характеристик — продолжительности доминирования в травяном покрове сезонных групп с разным количеством пигментов, скорости накопления их в листьях, разной степени контраста между весенними и летними травами в содержании хлорофилла. Они связаны с климатическими особенностями районов, определяющими календарные сроки и скорость развития лесного ценоза (в том числе фенологию древесных ярусов, от которой зависит режим освещенности), а также со структурой ценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Г о д н е в Т. Н. (1952). Строение хлорофилла и методы его количественного определения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Г о р ы ш и н а Т. К. (1975). Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., Изд. ЛГУ. — Г о р ы ш и н а Т. К., П р у ж и н а Е. Г. (1978). Сезонная динамика пластидного аппарата у травянистых растений лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. Петергоф. биол. инст. ЛГУ, 27. — Г о р ы ш и н а Т. К., С ё к е Зоя А. (1982). Сравнительное исследование сезонной динамики структуры ассимиляционного аппарата листа у ранневесеннего эфемероида в дубовых лесах Центральной и Восточной Европы. Лесоведение, 1. — З а б о т и н а Л. Н. (1973). Содержание хлорофилла у некоторых феноритмотипов травянистых растений лесостепной дубравы. В кн.: Механизмы биол. процессов. Матер. III конфер. молодых специалистов. Л., Изд. ЛГУ. — З а б о т и н а Л. Н. (1978). Сезонная динамика содержания хлорофилла в листьях эфемероидов лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. Петергоф. биол. инст. ЛГУ, 27. — Н е ш а т а е в Ю. Н., П л а в н и к о в В. Г., С а м и л я к, С. И., С ч а с т н а я Л. С., Т е р е ш е н к о в а И. А. (1974). Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле». В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Уч. зап. ЛГУ, 367, сер. биол. наук, 53. — С ё к е Зоя, Д р а ш к о в и ч Роза. (1979). Строение фотосинтетического аппарата травянистых растений под пологом леса в зависимости от светового режима. Abstr. Bot. (Budapest), 6, Suppl. 1. — D r a s k o v i t s Rózsa M. (1979). Light and pigment investigations on species in a hungarian beechwood. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 25, 3—4.

Ленинградский государственный университет,
Будапештский университет
им. Этвеша Лоранда,
ВНР.

Получено 2 IX 1982.

SUMMARY

Chlorophyll content in the leaves of herbaceous plants and its seasonal dynamics in hungarian beech and oak forests near Budapest and Vesprem were shown to be in general similarity to those characteristics of the herbs inhabiting similar spatial and seasonal ecological niches in the foreststeppe oak-wood «Les na Vorskle», near Belgorod, USSR. Some difference was found due to climatic peculiarities that influence upon time and rate of spring development of tree layers, and therefore determine dynamics of illumination under forest canopy.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.53 : 581.524.44 (571.651)

Т. Г. Полозова

СОСТАВ БИОМОРФ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ

T. G. POLOZOVA. THE LIFE FORM COMPOSITION AND SOME STRUCTURAL FEATURES OF RELICT STEPPES IN WEST CHUKOTKA

В районе исследования выделен степной флороценотический комплекс из 32 видов сосудистых растений, приуроченных преимущественно к реликтовым степным сообществам. Комплекс проанализирован по принадлежности видов к определенным экологическим группам и жизненным формам, типам надземных побегов, продолжительности циклов монокарпических побегов, степени вегетативной подвижности, способу размножения, ярусному положению генеративных и вегетативных побегов. Степные сообщества сравниваются с тундровыми по соотношению различных жизненных форм в суммарном покрытии. Характеризуются жизненная форма и побегообразование у 7 доминирующих видов — плотнодерновинных злаков и корневищно-кустовых осок.

На Западной Чукотке имеются районы, где в тундровом ландшафте с тундрами соседствуют реликтовые степные сообщества (Юрцев, 1981). Одна из таких территорий — район среднего течения р. Паляваам к востоку от Чаунской губы. Это низкогорная местность в юго-западной части Чукотского нагорья; в геологическом отношении она характеризуется преобладанием выходов андезитовых и липаритовых туфов в сочетании с выходами кислых осадочных пород (сланцев, песчаников и др.). Климат района континентальный, годовое количество осадков около 240 мм, за теплые месяцы выпадает около 100 мм; среднеиюльская температура — 10, среднеянварская — —27.5°.[1]

Степные и тундростепные сообщества приурочены исключительно к правобережной части долины р. Паляваам и к долинам ее правых мелких притоков в их нижнем течении. От морских туманов и ветров долина защищена с севера хребтами Чукотского нагорья; в результате общей ориентированности с юго-востока на северо-запад на правобережье преобладают склоны южных экспозиций. Степные урочища тянутся на 7—10 км вдоль правого берега реки, а затем после перерыва, приуроченного к выходам кислых пород, появляются в 20—30 км выше по течению; они связаны с выходами андезитовых туфов, обогащенных Ca^{2+}, легко разрушающих и образующих при выветривании щебнисто-легкосуглинистый делювий. Степные и другие сообщества с участием степных видов распространены на низких гипсометрических уровнях на очень сухих и хорошо прогреваемых крутых и пологих склонах южных, юго-восточных и юго-западных экспозиций и даже на вершинах останцовых андезитовых гребней.

В степных сообществах повсеместно доминируют *Festuca lenensis*,[2] *F. auriculata*, *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. pediformis*, местами — *C. duriuscula*, *Helictotrichon krylovii*; постоянно присутствуют в значительном обилии *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Potentilla arenosa*, *P. crebridens*, *Arenaria capillaris*, *A. tschuktschorum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Artemisia arctisibirica* (из группы *A. tanacetifolia*), *Astragalus pseudadsurgens*, близкий к *A. adsurgens* и *A. inopinatus*. Многие степные виды занимают в ландшафте активные позиции — они широко проникают в тундровые, луговые и кустарниковые сооб-

[1] Климатические данные относятся к пос. Красноармейский, находящемуся в 100 км к северо-западу от пункта исследований («Климатологический справочник СССР», 1950).

[2] Латинские названия растений приводятся по флористическому списку в работе Б. А. Юрцева и др. (1979).

щества, образуя группировки переходного типа — тундростепные, где содоминантами выступают тундровые виды: *Dryas punctata*, *Salix sphenophylla*, реже — *Empetrum subholarcticum* и *Arctous alpina*, криофитно-степные с доминированием *Kobresia myosuroides* или *Carex rupestris*. *C. obtusata* и *C. pediformis* активно внедряются в тундровые луговины, *C. supina* ssp. *spaniocarpa* — в кустарничковые и травяные сообщества на сухих песчано-галечных участках высокой поймы.

Материал по жизненным формам степных растений Чукотской тундры был собран летом 1980 г. во время полевых полустационарных работ Чаунского отряда Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Этот отряд проводил специальное комплексное изучение степных сообществ (при участии почвоведа и микроклиматолога) и сравнение их с окружающими тундровыми сообществами.

Степной флороценотический комплекс, выделенный на основе преимущественной приуроченности входящих в него видов в данном районе к степным фитоценозам (верность 3—5), включает 32 вида сосудистых растений. Среди них древесные и полудревесные формы представлены 4 петрофильными видами, обильно разрастающимися на каменистых осыпях, скальных останцах и значительно менее обильными на мелкоземистых задернованных участках степи. Это — стержнекорневой пространный аэроксильный кустарничек *Thymus oxyodontus* и 3 вида полукустарничков: стержнекорневой пространный или гемипространный геоксильно-аэроксильный *Dracocephalum palmatum*, стержне-придаточнокорневой гемипространный аэроксильный *Artemisia kruhsiana*, стержнекорневой колючий подушковидный аэроксильный *Arenaria tschuktschorum*. Монокарпических трав 2 вида — многолетний полурозеточный *Erysimum pallasii* (иногда этот вид проявляет себя как олигокарпик) и многолетний (иногда двулетний) розеточный *Androsace septentrionalis*. Поликарпических трав 26 видов, среди них 10 стержнекорневых: многоглавых — *Phlojodicarpus villosus*, *Arenaria capillaris*, *Potentilla crebridens*, *P. anachoretica*; малоглавых или одноглавых — *P. arenosa*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*; стелющихся — *Cerastium arvense*, *Dianthus repens*; подушковидных — *Eritrichium sericeum*. Короткокорневищные — *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida* и *Aster alpinus*; плотнодерновинные — *Carex pediformis*, *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *Poa glauca*, *P. botryoides* s. l.; длиннокорневищные — *Carex duriuscula*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *Silene repens*, *Artemisia arctisibirica*, — все они образуют парциальные кусты.

Розеточный и полурозеточный типы надземных побегов обнаружены у 25 видов, у 8 из них постоянно или периодически образуются розеточные побеги с удлиненной базальной частью — удлиненно-розеточные или удлиненно-полурозеточные (сюда относятся и 3 вида полукустарничков и 5 видов стержнекорневых трав, в том числе подушковидный *Eritrichium sericeum*). Безрозеточный тип побегов свойствен 5 видам.

В тесной связи со структурой побегов находится приуроченность основной массы ассимилирующих органов к приземному ярусу (до 5 см высоты), лишь у очень немногих видов ассимилирующие побеги расположены в ярусе до 10 см и выше — *Carex pediformis*, *Helictotrichon krylovii*, *Allium strictum*, *Silene repens*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Phlojodicarpus villosus*.

У большинства видов цикл развития монокарпических побегов длится 3 года и более; менее 3 лет — у *Allium strictum*, *Draba parvisiliquosa*, *D. cinerea*, *Silene repens*, *Dianthus repens*, *Cerastium arvense*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Astragalus pseudadsurgens*. У *Poa botryoides* и *P. glauca* — озимые моноциклические побеги.

Большинство видов степного комплекса (21) относится к группе вегетативно неподвижных или слабоподвижных в связи с преобладанием в ней стержнекорневых и плотнодерновинных трав; умеренно подвижных — 6 видов, в их число входят кустарничек *Thymus oxyodontus*, полукустарнички *Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana*, из трав — корневищно-стержнекорневой *Cerastium arvense*, надземноползучие *Carex pediformis* и *Selaginella sibirica*. Группу сильноподвижных представляют длиннокорневищные осоки и двудольные — всего 5 видов.

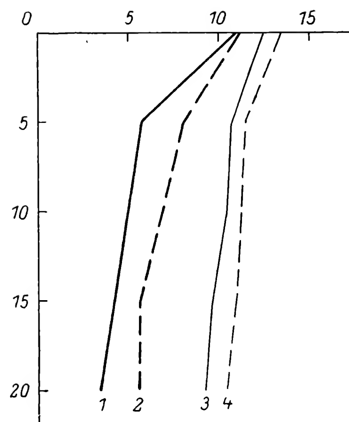


Рис. 1. Изменение среднесуточной температуры с глубиной в почвах тундровых и степных сообществ (среднее за период наблюдений с 19 VII по 11 VIII 1980).

1 — равнинная мохово-лишайниково-кустарничковая тундра (*Ledum decumbens*, *Betula exilis*) (*Е*, *Е′* на рис. 2); *2* — лишайниково-мохово-кустарничковая (*Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*) тундра на северном склоне (*D*, *D′* на рис. 2); *3* — осоково-дриадовая щебнистая тундра на вершине останцового гребня (*Ж*, *Ж′* на рис. 2); *4* — злаково-разнотравное степное сообщество в верхней части южного склона (*Б*, *Б′* на рис. 2). *По оси абсцисс* — температура, °С; *по оси ординат* — глубина от поверхности почвы, см.

Среди видов степного флороценотического комплекса преобладает семенное возобновление, вегетативное размножение наблюдается у *Selaginella sibirica*, степных длиннокорневищных осок, *Silene repens*, *Artemisia arctisibirica* и в ограниченных размерах — еще у 4 видов (в том числе у полукустарничка *Dracocephalum palmatum* путем партикуляции).

Благодаря особенностям побегообразования многие виды проявляют себя как хорошие задернители и одновременно доминанты степных сообществ. Это прежде всего корневищно-кустовые виды степных осок. Они сочетают в своей побеговой системе длинные горизонтальные корневища с обильным кущением надземных побегов, при этом может образоваться по 2—3 генерации побегов в один сезон (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*), что напоминает кущение злаков и чего обычно нет у тундровых осок. Такая структура побегов обеспечивает быстрое разрастание клонов при довольно плотном стоянии надземных побегов внутри контура клона. У *C. pediformis* внутривлагалищное возобновление побегов, свойственное плотнодерновинным однодольным, сочетается с горизонтальным направлением роста побегов, в результате этого дерновина «расползается» по поверхности.

Задернителями и закрепителями щебнистых грунтов являются кустарничек *Thymus oxyodontus*, полукустарнички *Dracocephalum palmatum* и *Artemisia kruhsiana*. Щебнистый грунт на небольшой глубине в разных направлениях пронизан их разветвленными побегами, первоначально растущими над поверхностью субстрата, а затем полегающими и засыпаемыми щебнем. От длинных плагиотропных ветвей отходят многочисленные короткие вертикальные побеги, обеспечивающие сплошное покрытие поверхности в пределах контура особи или клона.

Корневые системы степных и тундровых растений имеют ряд существенных различий, что отражается на подземной структуре степных и тундровых фитоценозов. У половины видов степного флороценотического комплекса стержневая корневая система, при этом у ряда видов стержневой корень направлен вертикально и достигает глубины 60—80 см (*Arenaria capillaris*, *Astragalus pseudadsurgens*, *Phlojodicarpus villosus*), вертикальное и косовертикальное размещение корней свойственно и ряду кистекорневых видов, например *Aster alpinus*, типчакам и т. д. Такое размещение в почве корневых систем, вероятно, связано с глубоким (глубже 1 м) залеганием мерзлоты, отсутствием или слабым развитием мохового покрова и отсутствием торфянистого горизонта, а отсюда и менее резко выраженным, по сравнению с тундровыми сообществами градиентом почвенных температур (рис. 1). Корневая система тундровых растений, за редким исключением, придаточная, и корни располагаются горизонтально в поверхностном торфянистом горизонте.

Многочисленные корни степных осок уходят в почву вертикально и косовертикально до глубины 35—40 см; у них наблюдается резкая дифференциация придаточных корней I и более высоких порядков ветвления: длинные (до 40 см) и более толстые (1—1.5 мм в диаметре) многолетние ростовые I порядка несут многочисленные короткие (до 2 см длины) волосовидные многократно разветвленные недолговечные боковые ответвления. Последние образуют обильный корневой опад. Довольно быстро обновляется корневая система у дерновинных злаков (у типчаков — через 2—3 года), а также у короткокорневищных

кистекорневых дернистых двудольных (*Myosotis asiatica*, *Aster alpinus*). Корневой опад является источником образования гумуса внутри минеральной почвенной толщи в отличие от тундровых почв, где органогенный слой расположен в основном над минеральной частью профиля.

Участие различных жизненных форм в суммарном покрытии цветковых в значительной степени определяет структурно-экологические особенности степных и тундровых сообществ (рис. 2). Наиболее распространенным типом степных сообществ являются осоково-злаково-разнотравные (рис. 2, *А*, *А'*). В них преобладают стержнекорневые и длиннокорневищно-кустовые травы, в 2 раза меньше участие плотнодерновинных и дернистых кистекорневых трав. В более мезофильном варианте степных сообществ — овсецово-типчаково-разнотравном (рис. 2, *Б*, *Б'*) — в покрытии уменьшается доля стержнекорневых трав, резко сокращается участие корневищно-кустовых осок и увеличивается более чем в 3 раза доля дернистых кистекорневых (*Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Aster alpinus*, *Myosotis asiatica*). В наиболее ксерофильных злаково-разнотравно-осоковых сообществах (рис. 2, *В*, *В'*) абсолютно доминируют корневищно-кустовые осоки (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*) и, наконец, в петрофитном варианте (рис. 2, *Г*, *Г'*) участие в покрове стержнекорневых и кистекорневых дернистых трав одинаково (около 30%); несколько меньшую, но очень заметную роль играют полукустарнички.

Таким образом, степные сообщества Западной Чукотки различаются по составу биоморф и, следовательно, структуре. Выделяется по крайней мере несколько типов структуры: 1) с господством корневищно-кустовых осок, 2) с преобладанием дернистых однодольных и двудольных, 3) с равномерным участием основных биоморф многолетних трав (плотнодерновинных, длиннокорневищных, стержнекорневых), 4) со значительным участием полукустарничков. Но вместе с тем имеется и ряд структурных особенностей, общих для всех степных сообществ. Отмечаются очень незначительное участие споровых (мхов и лишайников) в общем покрытии (рис. 2, *А*, *Б*, *В*, *Г*), отсутствие кустарников и кустарничков, за исключением ксерогенного кустарничка *Thymus oxyodontus*, присутствие, а в петрофитно-степных сообществах и заметное участие полукустарничков, преобладание поликарпических трав, наличие монокарпических трав.

Для сравнения со степными сообществами были выбраны 3 варианта тундровых: лишайниково-мохово-кустарничковое (*Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*) на склоне северной экспозиции (рис. 2, *Д*, *Д'*), мохово-лишайниково-кустарничковое (*Ledum decumbens*, *Betula exilis*) с *Carex lugens* на поверхности цокольной террасы (рис. 2, *Е*, *Е'*); осоково (*Carex rupestris*)-дриадовое (*Dryas punctata*) куртинное на поверхности останцового гребня, возвышающегося над цокольной террасой (рис. 2, *Ж*, *Ж'*). Первые 2 сообщества (мезофитные варианты тундры) похожи друг на друга абсолютным преобладанием в покрове гемипростратных кустарничков (свыше 80%), в плакорной кустарничково-мохово-лишайниковой тундре участвуют и гемипростратные кустарники. Обе эти жизненные формы в своем распространении тесно связаны с моховым покровом и торфянистым горизонтом (покрытие мхов в названных сообществах 70 и 30%). Доля трав намного меньше по сравнению со степными сообществами (8 и 16% от суммарного проективного покрытия цветковыми), в плакорном варианте тундр они представлены в основном корневищно-кустовым видом — осокой *Carex lugens*. В криоксерофитном варианте тундровых сообществ (осоководриадовая куртинная тундра) 80% от суммарного проективного покрытия занимают шпалерные аэроксильные стержне-придаточнокорневые кустарнички *Dryas punctata* и *Arctous alpina*. Многолетние травы составляют $^1/_5$ часть суммарного покрытия, среди них — стержнекорневые *Astragalus pseudadsurgens*, *Oxytropis czukotica*, *Minuartia obtusiloba*, *Saxifraga funstonii* и плотнодерновинные *Poa glauca*, *Festuca auriculata*, т. е. представители тех жизненных форм, которые обычно определяют структуру степных сообществ.

Таким образом, тундровые сообщества, как и степные, весьма неоднородны по составу биоморф. Два из них (рис. 2, *Д*, *Д'* и *Е*, *Е'*) представляют мезофитные тундры (в том числе *Е*, *Е'* в условиях плакора), в которых значительно участие мхов в растительном покрове и преобладают гемипростратные кустарнички.

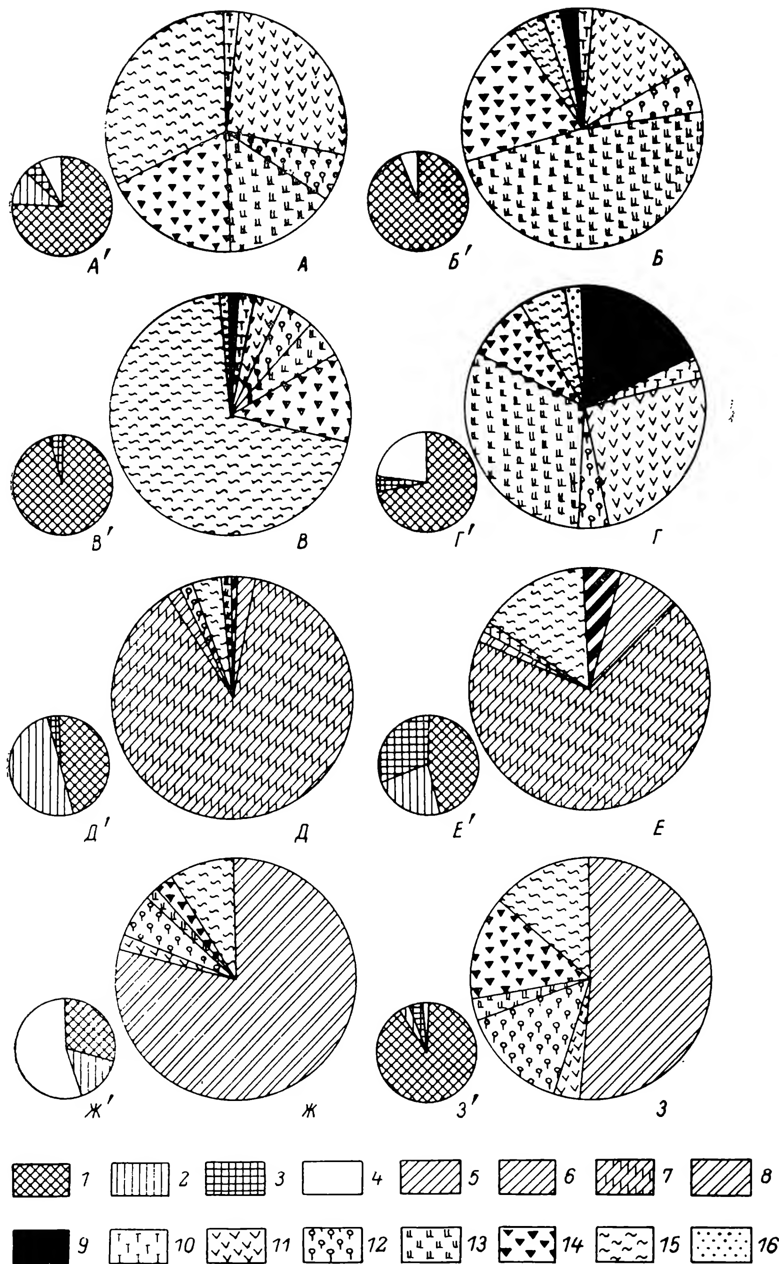


Рис. 2. Участие различных жизненных форм в сложении степных, тундровых и тундростепных сообществ на Западной Чукотке (*А*—*З*) и синузиальное сложение этих сообществ (*А′*—*З′*).

Степные сообщества: *А*, *А′* — осоково (Carex obtusata)-злаково (Festuca lenensis+Poa glauca)-разнотравное (Dianthus repens+Pulsatilla nuttalliana ssp. multifida +Oxytropis leucantha+Phlojodicarpus villosus); *Б*, *Б′* — злаково (Helictotrichon krylovii+Festuca lenensis)-разнотравное (Galium verum+Myosotis asiatica+Pulsatilla nuttaliana ssp. multifida+Astragalus pseudadsurgens); *В*, *В′* — злаково (Festuca lenensis)-разнотравно (Pulsatilla nuttalliana ssp. multifida+Astragalus pseudadsurgens+Arenaria capillaris)-осоковое (Carex duriuscula+C. obtusata); *Г*, *Г′* — злаково (Festuca lenensis)-полукустарничково (Artemisia kruhsiana+Dracocephalum palmatum)-разнотравное (Pulsatilla nuttalliana ssp. multifida+Potentilla anachoretica+Astragalus pseudadsurgens) петрофитное. Тундровые сообщества; *Д*, *Д′* — лишайниково (Cetraria cucullata+C. nivalis +Dactylina arctica)-мохово (Ptilidium ciliare+Hylocomium splendens)-кустарничковое (Cassiope tetragona+Ledum decumbens); *Е*, *Е′* — мохово (Hylocomium splendens+Dicranum sp.)-лишайниково (Cetraria cucullata+C. nivalis)-кустарничковое (Ledum decumbens+Betula exilis); *Ж*, *Ж′* — осоково (Carex rupestris)-дриадовое (Dryas punctata). Тундростепные сообщества: *З*, *З′* — злаково (Festuca lenensis)-осоково (Carex obtusata)-разнотравно (Astragalus pseudadsurgens)-дриадовое (Dryas punctata). *1* — сосудистые растения; *2* — зеленые мхи; *3* — лишайники; *4* — открытый грунт; *5* — гемипростратные аэроксильные кустарники; *6*—*8* — кустарнички (*6* — прямостоячие геоксильные, *7* — гемипростратные аэроксильные эрикоидные, *8* — простратные аэроксильные); *9* — гемипростратные геоксильно-аэроксильные полукустарнички; *10*—*15* — травы поликарпические (*10* — стержнекорневые одноглавые, *11* — стержнекорневые многоглавые, *12* — стержнекорневые подушковидные, *13* — короткокорневищные, *14* — плотнодерновинные, *15* — длиннокорневищные, включая корнеотпрысковые и надземноползучие); *16* — травы стержнекорневые монокарпические.

В куртинной криоксерофитной осоково-дриадовой тундре отсутствуют мхи и доминируют шпалерные кустарнички.

Общими для тундровых сообществ структурными чертами, отличающими их от реликтовых степных сообществ, можно назвать доминирование кустарничков, отсутствие полукустарничков, относительно очень небольшую роль поликарпических трав в растительном покрове, отсутствие травянистых монокарпиков.

Состав биоморф злаково-осоково-разнотравно-дриадового тундростепного сообщества (рис. 2, *3*, *3'*) обнаруживает переходные черты между сухой щебнистой осоково-дриадовой тундрой и широко распространенными в районе исследования осоково-злаково-разнотравными степными сообществами. Таким образом, из тундровых сообществ наиболее близки к степным по составу биоморф криоксерофитные и криоксеропетрофитные, приуроченные к самым сухим обдуваемым участкам горных склонов.

Степные сообщества Западной Чукотки обнаруживают сходство по составу жизненных форм со степями Забайкалья и Северной Монголии (Хентей). Это сходство выражается прежде всего в идентичности жизненных форм основных доминирующих видов — плотнодерновинных и корневищно-кустовых однодольных. В состав петрофитных степных сообществ в качестве доминантов входят полукустарнички из тех же родов (*Artemisia*, *Dracocephalum*, *Thymus*), что и в петрофитных степях Забайкалья (Рещиков, 1961). Из двудольных трав весьма характерны стержнекорневые многоглавые розеточные и полурозеточные с погруженными в почву тесно прилегающими друг к другу веточками каудекса, одетыми остатками листьев (Рещиков, 1958, 1961; Горшкова, 1966, 1975; Федоскин, 1974): в Забайкальских степях — это *Oxytropis oxyphylla*, *Arctogeron gramineum*, *Potentilla leucophylla*, *Chamaerhodes altaica* и др. («растения-куртинки», по Рещикову, 1958); в реликтовых степных сообществах Западной Чукотки — *Astragalus pseudadsurgens*, *Potentilla crebridens*, *Dianthus repens*, *Oxytropis leucantha*, *Arenaria capillaris*. Куртинный или дернистый рост характерен и для кистекорневых трав (*Aster alpinus*, *Myosotis asiatica*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*). Большое сходство наблюдается также в структуре надземных побегов трав, преимущественно розеточных и полурозеточных (Рещиков, 1961; Федоскин, 1974; Горшкова, 1975; «Биоморфология и продуктивность. . .», 1979).

В заключение остановимся подробнее на характеристике жизненной формы и побегообразования у некоторых доминантных видов.

Чрезвычайно важную, хотя и не очень разнообразную по видовому составу группу среди степных растений Западной Чукотки составляют дерновинные злаки и осоки (*Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *Poa botryoides*, *Carex pediformis*); все они — доминанты современных реликтовых степей в тундровой зоне, некоторые из них, согласно Е. М. Лавренко (1981), входили в состав доминантов перигляциальных тундростепей во время последнего оледенения.

Festuca lenensis — местная популяция типчака — образует сложный комплекс, состоящий большей частью из форм, соединяющих в себе признаки как *F. lenensis*, так и *F. auriculata*. Наиболее широко распространенный вид из всех доминантов степных сообществ. Доминирует в разнотравно-типчаковых сообществах на юго-западных и западных склонах в долину р. Паляваам; содоминирует и встречается в значительном обилии также во всех степных сообществах с *Carex obtusata* и *C. supina* ssp. *spaniocarpa* на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций как в долине р. Паляваам, так и в долинах ее боковых притоков; заходит на сухие тундровые луговины, сусликовины и в очень сухие куртинные дриадовые и ивковые тундры, в сухие луговины высокой поймы, участвует в зарастании осыпей на склонах южных румбов. Максимальное покрытие в степных и тундростепных сообществах — 10—15%. Плотные дерновины до 15 см в диаметре, высотой 10—12 в листовой и 20—25 см в стеблевой части на 0.5—2 см погружены в почву. Минимальная продолжительность полного цикла монокарпического побега равна 3 годам, как и у *Festuca valesiaca* (Белостоков, 1957; Попова, 1969; Серебрякова, 1971; Зиман, 1976), но более обычен 4—6-летний цикл. Значительная часть побегов отмирает в фазе вегетатив-

ной розетки, не образуя верхушечного цветоноса. Вегетативные розеточные побеги развивают 3 листа ежегодно; верхние 1—2 листа элементарного розеточного побега уходят под снег зелеными и продолжают рост на следующий вегетационный сезон. Кущение монокарпического побега начинается на 3-й год, первые дочерние побеги развиваются в пазухах листьев 2-го годичного прироста (Белостоков, 1957), т. е. кущение сдвинуто на вторую половину цикла. Наряду с ортотропными побегами по периферии дерновины имеются побеги с горизонтальным или восходящим направлением роста. 1—2 удлиненных (0.5—1 см) междоузлия могут образоваться на границе смежных розеточных побегов, а иногда — между предлистом и первым зеленым листом, поэтому типчак ленский выносит умеренное перемещение субстрата на склонах и засыпание песком. Удлиненные, более тонкие участки побегов в дерновине типчака, перемежающиеся с утолщенными розеточными, «разрыхляют» дерновину и способствуют ее распадению на отдельные фрагменты, иногда — парциальные кусты. Корни уходят либо сразу вертикально вниз, либо сначала — почти горизонтально, а затем на расстоянии нескольких сантиметров от дерновины изменяют направление на вертикальное; в почвенном профиле они прослеживаются до глубины 45 см, особенно насыщен ими верхний 25-сантиметровый слой почвы. Придаточные корни I порядка толщиной 0.2 —0.3 мм несут очень густо покрывающие их извитые волосовидные короткие (1 см) боковые корни, ветвящиеся в свою очередь; корни III—IV порядков длиной 5—7 мм. Интенсивность корнеобразования очень велика; на 1 монокарпический побег приходится до 15 придаточных корней.

Poa glauca, *P. botryoides* — популяция из района р. Паляваам, населяющая степные и тундростепные сообщества, объединяет в разных сочетаниях признаки того и другого видов. Растения с этой группой признаков в небольшом обилии встречаются постоянно в разнотравно-типчаковых сообществах, более обильно (до 5% покрытия) — в разнотравно-осоковых (с *Carex obtusata*, *C. rupestris*, *C. duriuscula*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*), в петрофитных разнотравно-полукустарничковых сообществах и в разнотравно-злаковых группировках скальных останцов на склонах южной, юго-восточной, юго-западной и западной экспозиций. Образуют то рыхлые, то более плотные дерновинки диаметром в несколько сантиметров, высотой от 10—15 до 30 см. Возобновление побегов внутри- и вневлагалищное. Соотношение между побегами того или другого типов непостоянно у разных особей — на более сухих субстратах дерновинки более плотные и в них преобладают внутривлагалищные побеги. Для *Poa glauca* Т. И. Серебрякова (1965) отмечает строго экстравагинальный способ возобновления побегов. Побеги развиваются по озимому моноциклическому типу, хотя закладываются в виде миниатюрной пазушной почки за год до начала видимого роста; все они завершают свой цикл образованием цветоноса. Общее число листьев на побеге до соцветия — 8—10 : в нижней части побега 2—3 сближенных чешуевидных, выше — 1 переходный с короткой пластинкой, далее — 3 сближенных ассимилирующих и 2—3 стеблевых с вытянутым влагалищем. Боковые почки закладываются в пазухах всех листьев, но сильнее развиваются обычно верхние почки. Иногда боковые почки трогаются в рост очень быстро, и развившиеся из них побеги вступают в генеративную фазу одновременно с материнским.

Helictotrichon krylovii найден в двух местах на участках реликтовой степи в верхней части склонов южной экспозиции в долинах небольших притоков р. Паляваам: на одном участке в качестве содоминанта вместе с типчаком ленским, на другом — в гораздо меньшем обилии (покрытие 5%) в разнотравно-осоковом сообществе (с *Carex duriuscula*). Образует небольшие дерновинки от нескольких до 10 см в диаметре, высотой до 20 см в листовой и 35—45 см в стеблевой частях. Листья вверх торчащие, тонкие, в свернутом состоянии пластинки шириной 1 мм, густо опушенные оттопыренными длинными волосками. Возобновление побегов преимущественно внутривлагалищное, но имеется и небольшое число вневлагалищных побегов, обычно это самые нижние побеги ветвления, возникающие на 2—3-м узлах монокарпического побега. Вневлагалищные побеги образуют короткую (в несколько миллиметров) дугу, несущую сближенные чешуевидные листья. Малый цикл занимает как минимум 4 года,

считая почку, скрытую внутри влагалища листа материнского побега. Элементарный розеточный побег развивает ежегодно 2—3 зеленых листа, в год цветения розеточных листьев не образуется — соломина в нижней части несет 2 стеблевых листа с короткой пластинкой. Корни тонкие (0.2—0.3 мм), светлые, ветвятся слабее, чем у типчаков и степных осок, покрыты сплошным густейшим чехлом из корневых волосков, идут вертикально и косовертикально в почву на глубину до 35—40 см.

Carex pediformis наиболее характерна для южных склонов боковых долин; на самых сухих массивах, открытых в долину р. Паляваам, отсутствует. Доминирует на небольших по протяжению участках луговой степи, содоминирует (вместе с *Dryas punctata*) в тундро-степных сообществах, встречается как примесь в сухих тундровых луговинах или в зарослях кустарников (из *Rosa acicularis* и *Salix glauca*). Образует довольно плотный покров из густо переплетающихся ползучих надземных внутривлагалищных розеточных побегов (Алексеев, 1976). Высота листьев вегетативных розеточных побегов — 10—12, цветоносов — до 25 см. Все побеги интравагинальные. Полный цикл развития побегов продолжается 4 года: в первый год — это внутривлагалищный почкопобег, одетый колпачком предлиста, во второй и третий годы — вегетативный розеточный побег из 5—8 листьев, на четвертый год развитие заканчивается образованием верхушечного полурозеточного цветоносного побега. Иногда полный цикл сокращается до 3 лет, в дерновине всегда имеются побеги, отмирающие в фазе вегетативного розеточного побега. Кущение начинается на третий и продолжается на четвертый год жизни монокарпического побега. Боковые побеги обычно развиваются в пазухах верхних листьев второго или третьего элементарного годичного побега в числе 3—4. Наиболее мощные боковые побеги вырастают с нижней стороны материнского, замещая его в системе симподиального плагиотропного корневища; часть дочерних побегов растет вертикально, они являются «заполнителями» свободного пространства в пределах контура дерновины, некоторые из них отмирают в фазе вегетативной розетки. За год прирост вегетативных побегов составляет 3—5 мм — с такой скоростью дерновина *Carex pediformis* разрастается по периферии. Придаточные корни появляются на элементарном розеточном побеге через год после его образования, они растут вертикально и косовертикально вниз, длина их около 30—40 см, толщина — менее 1 мм. Боковые корни II порядка длиной 1—1.5 см отходят от них пучками, корни III порядка — всего 1—2 мм длины. Все корни покрыты густым темным войлоком из корневых волосков.

Carex duriuscula — степной эвриксерофильный вид с обширным американо-азиатским ареалом, в районе наших исследований довольно редок: встречено 3 локальные популяции — 2 на вершинах разрушающихся андезитовых останцов, 1, более обширная, на перегибе южного склона боковой долины небольшого правого притока р. Паляваам, во всех случаях осока доминирует в растительном покрове. Это длиннокорневищный розеточный симподиальный травянистый поликарпик с вневлагалищным возобновлением полициклических (часто—тетрациклических) побегов, образующих парциальные кусты (более подробно см. «Биоморфология и продуктивность. . .», 1979; Полозова, 1982).

Carex obtusata — обычное растение горно-степных сообществ южного, юго-западного и юго-восточного склонов и сухих останцовых гребней (на последних занимает участки разных экспозиций — до северо-восточной и северо-западной включительно), также осоково-дриадовых тундростепных, осоково-кобрезиевых криоксерофитных сообществ и сухих зоогенных луговин. Образует то несколько разреженный, то более сомкнутый (например, в более мезофильных луговых группировках) покров из вегетативных побегов с небольшой примесью генеративных. В почве эти побеги связаны между собой тонким (1.5—2.5 мм) приповерхностным корневищем, одетым красновато-коричневыми хрящеватыми чешуевидными листьями. За один сезон на корневище образуется симподиальная система из 2—4 последовательных монокарпических побегов (Алексеев, 1980), их совокупный горизонтальный прирост составляет 5—6 см. Первые побеги в каждом годичном цикле самые мощные, следующие — слабее, на границе двух годичных приростов нередко образуются побеги с неполным циклом, не только не доходящие до цветения, но иногда не образующие даже зеленых

листьев. На слаборастущих боковых ответвлениях корневища годичный прирост составляет всего 0.5—1 см и нередко представлен всего одним побегом. Монокарпические побеги в типичных случаях трициклические, состоят из горизонтальной чешуеносной части с удлиненными междоузлиями и вертикальной — с укороченными междоузлиями, несущей как чешуевидные, так и ассимилирующие зеленые листья. В первый год жизни на монокарпическом побеге развиваются главным образом низовые чешуевидные (5 — на горизонтальной и 9—10 — на вертикальной частях) и 1—2 переходных листа, на 2-й год — 4 сближенных ассимилирующих листа, на 3-й — 3 розеточных листа и цветонос высотой 4—7 см. На этом цикл завершается, после плодоношения вся генеративная и частично вегетативная части (до места отхождения верхнего дочернего побега) отмирают. В первый же год, еще до выхода верхушки побега на дневную поверхность, выше 5-го листового узла всегда на одном и том же месте образуется дочерний горизонтальный внепазушный побег, по своей структуре аналогичный материнскому и вместе с последующими побегами более высоких порядков ветвления продолжающий поступательный рост симподиального корневища; выше этого побега образуется еще 1, реже — 2 боковых дочерних побега с более короткой (3—5 мм) дуговидно изогнутой корневищной частью. Дальнейшее ветвление может на этом прекратиться, но может и продолжаться, в результате чего образуется новое боковое симподиальное корневище или в случае более интенсивного ветвления в разных плоскостях — многопобеговый парциальный куст. Придаточные корни возникают как в узлах, так и на междоузлиях по всей горизонтальной части корневища, но их больше в месте перехода от плагиотропной к ортотропной части. Корни разных порядков ветвления резко дифференцированы по длине, толщине и характеру ветвления. Корни I порядка более толстые (диаметр 0.3—0.7 мм), длинные (25—30 см), растущие в течение нескольких лет; корни II порядка тонкие (около 0.1 мм), короткие (1—4 см), густо сидящие на корне I порядка и в свою очередь сильно разветвленные; длина ответвлений III и IV порядков — всего несколько миллиметров. Сходное строение корней имеют и другие степные осоки, например *C. praecox* (Шалыт, 1950). Корни II—IV порядков густо покрыты извитыми корневыми волосками. Придаточные корни образуются очень быстро, еще до выхода монокарпического побега на дневную поверхность, и в первый год почти не ветвятся.

Carex supina ssp. *spaniocarpa* — постоянный компонент разнотравно-типчаковых степных сообществ, но вне их менее обилен, чем *C. obtusata*; встречается также на сухих повышенных песчано-галечных участках поймы и в остепненных кустарничковых зарослях из *Salix glauca*. Образует скопления довольно мелких плотных дерновинок-кустиков диаметром 1—3 см. Дерновинки соединены между собой корневищем толщиной до 1.5 мм, проходящим на глубине 2—4 см от поверхности почвы. Участки корневища, соединяющие соседние парциальные кусты, длинные — от 5 до 50 см (чаще всего 15—20 см), с непостоянным числом чешуевидных листьев, растут в почве не выходя на поверхность в течение 1—3 лет; затем образуются более короткие междоузлия, верхушка корневища изгибается кверху и выходит на дневную поверхность, в дальнейшем монокарпический побег ежегодно до образования цветоноса или отмирания развивает розетку из 5—7 листьев. В месте перегиба побега, в зоне переходных листьев, образуются 1—3 горизонтальных дочерних корневища, а выше их в пазухах чешуевидных и зеленых листьев развиваются внутривлагалищные вертикальные дочерние побеги с 3—5 низовыми чешуевидными листьями в основании; эти побеги на следующий же год в свою очередь переходят к кущению. Таким образом, возникает многопобеговый, довольно плотный парциальный куст. Минимальная продолжительность цикла развития монокарпических побегов, по-видимому, составляет 4 года. Многие побеги не проходят всего цикла и отмирают в фазе вегетативной розетки.

Придаточные корни развиваются по всей длине корневища, но больше всего их на переходной от горизонтальной к вертикальной его части. Корни I порядка толстые (0.3—0.8 мм), длиной до 25 см, уходят косовертикально на глубину 10—20 см; корни II порядка волосовидные, извилистые, длиной до 4—5 см, они отходят неравномерно от корня I порядка, образуя как бы мутовки или пучки; в каждом таком пучке имеются, по-видимому, разновозрастные корни:

рядом с более длинными старыми разветвленными находятся короткие неразветвленные сильно растущие молодые. Корни III—IV порядков всего несколько миллиметров длиной, сплошь, как и корни II порядка, покрыты длинными корневыми волосками.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. (1976). Жизненные формы осок. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 4. — Алексеев Ю. Е. (1980). Осока притупленная. Биологическая флора Московской области, 6. М., МГУ. — Белостоков Г. П. (1957). К побегообразованию плотнокустовых злаков. Бот. ж., 42, 8. — Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. (1979). Новосибирск, Наука. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., Наука. — Горшкова А. А. (1975). Предварение в холодных степях Забайкалья эколого-биологических свойств высокогорных видов Северной Азии. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, 5. Чита. — Зиман С. Н. (1976). Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. Киев, Наукова думка. — Климатологический справочник СССР (1950). 24. М.; Л., Гидрометеоиздат. — Лавренко Е. М. (1981). О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР. Бот. ж., 66, 3. — Полозова Т. Г. (1982). О находке *Carex duriuscula* (*Cyperaceae*) на острове Врангеля. Бот. ж., 67, 8. — Попова Т. А. (1969). *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. — типчак, овсяница бороздчатая. Формирование и развитие дерновины (большой жизненный цикл). В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л., Наука. — Рещиков М. А. (1958). О некоторых характерных жизненных формах степей Бурятской АССР. Изв. Иркут. с.-хоз. инст., 9. — Рещиков М. А. (1961). Степи западного Забайкалья. Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 34. — Серебрякова Т. И. (1965). Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией. Бот. ж., 50, 11. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., Наука. — Федоскин Н. В. (1974). Жизненные формы травянистых растений степей юго-восточного Забайкалья. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 6. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (геоботаника), 6. — Юрцев Б. А. (1981). Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. 1—2. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 25 VI 1982.

УДК 581.9 (268.46)

Л. А. Сергиенко

ОЧЕРК ФЛОРЫ ПРИМОРСКОЙ ПОЛОСЫ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

L. A. SERGIENKO. AN OUTLINE OF THE COASTAL LINE FLORA OF THE EASTERN PART OF THE WHITE SEA

Приводится список сосудистых растений флоры приморской полосы, насчитывающий 62 вида. Дается систематическая и географическая характеристика приморской полосы и растительности. Выявлены особенности флоры облигатных и факультативных галофитов. Даны точечные карты распространения на севере европейской части СССР 8 наиболее интересных видов.

Восточное побережье Белого моря — от устья р. Северной Двины (Зимний, Абрамовский, Конушинский берега) до с. Шойна на восточном берегу п-ва Канин — издавна привлекало внимание исследователей Русского севера. В 1772 г. впервые приморские луга-лайды по побережью Мезенского залива посетил академик Иван Лепехин. Некоторые сведения о растениях приморских лугов Мезенского залива и п-ва Канин можно найти в работах путешественников XIX века — К. П. Гревингка (1848), А. Г. Шренка (1855), А. И. Якобия (1891). Краткие сведения о растительности приморских террас тех же мест встречаются в работах Р. Поле (1912), В. Н. Андреева (1931). В 1935 г. вышла обширная

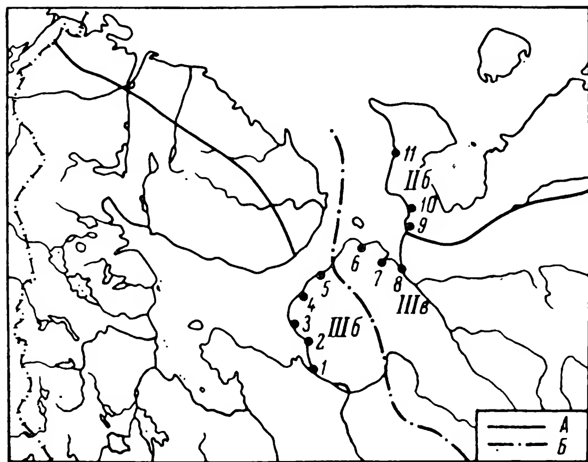


Рис. 1. Картосхема расположения изученных пунктов на восточном побережье Белого моря.

Дельта р. Северной Двины: *1* — окр. г. Архангельска, с. Лапоминка, *2* — с. Патракеевка; Зимний берег Белого моря: *3* — с. Большие Козлы, *4* — с. Верхняя Золотица, *5* — с. Ручьи; Абрамовский берег Белого моря: *6* — с. Койда, *7* — с. Долгощелье; дельта р. Мезени: *8* — с. Окуловка, с. Пыя, окр. г. Мезени; Конушинский берег Белого моря: *9* — с. Несь, *10* — с. Яжма, *11* — с. Шойна. В пунктах *3*, *4*, *5* сборы проведены Т. Г. Добровольской и П. М. Добряковым. Границы: *А* — областей, *Б* — подпровинций (ботанико-географическое районирование европейской части СССР по: Лавренко, Исаченко, 1976). *IIб* — Восточно-европейская подпровинция Европейско-Западносибирской тундровой провинции Циркумполярной тундровой области, *IIIв* — Кольско-Печорская, *IIIб* — Валдайско-Онежская подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразиатской таежной (хвойнолесной) области.

работа А. А. Корчагина, посвященная результатам исследований на п-ве Канин (Мезенский залив и Чешская губа), проведенных в 1932 г. Северной полярной экспедицией. Но все эти исследования мало затрагивали флору приморской полосы в целом.

Ниже анализируется флора береговой зоны, т. е. прибрежной полосы моря со специфическими формами рельефа, а именно ваттовый берег с маршами, дельты рек, береговые бары и косы.

Работы проводили в ряде пунктов побережья Белого моря: в 1970—1971 гг. автор (дельта р. Северной Двины, с. Патракеевка, с. Койда, с. Долгощелье, с. Окуловка, с. Пыя, окр. г. Мезени, с. Несь, с. Яжма, с. Шойна), в 1969—1970 гг. — Т. Г. Добровольская (в с. Верхняя Золотица и с. Ручьи) и в 1970 г. — П. М. Добряков (в с. Большие Козлы). Материалы хранятся в Гербарии ЛГУ им. А. А. Жданова.

Влияние приливов и отливов обусловливает своеобразный рельеф и расчлененность приморской террасы. По высоте над уровнем моря и по степени влияния моря на ней различаются места, часто заливаемые морскими водами, редко заливаемые и совсем не заливаемые. На приморской террасе видную роль играет река, глубоко прорезающая ее. Во время отлива, когда вода скатывается с залитой приморской полосы, на ней образуется масса ручейков, которые постепенно сливаются в небольшие речки, впадающие или непосредственно в море, или же в реку. Для этих речек характерны необычайно широкие и сильно размытые устья, совершенно не соответствующие их размерам.

Кроме ручьев, на приморской полосе во многих местах встречаются разнообразные озерки и озера, соединенные между собой протоками. Глубина водоемов небольшая и колеблется от 25—30 см до 1—1.5 и очень редко — до 2 м. Необходимо также отметить наличие песчаных валов — дюн, которые тянутся почти вдоль всего восточного побережья Белого моря. Они сложены чрезвычайно мелким морским песком, свободно перевеваемым ветром.

Почвообразовательный процесс в затопляемой полосе в значительной степени обусловливается приливами и отливами. Илистая материнская порода после выхода из зоны затопления опресняется и заболачивается. На песчаных береговых дюнах почвообразовательный процесс находится в начальной стадии.

Соленость вод Белого моря в различных его частях неодинакова и значительно меньше средней солености океана — 35‰, у берегов она понижается до 20—24‰, а в устьях рек Северной Двины и Мезени — до 10—15‰. Амплитуда приливов и отливов в Двинской губе равна 0.5, в Несской и Шоинской — 4, а в Мезенской она достигает 7—11 м. Соленые воды моря во время прилива проникают вверх по рекам, впадающим в Мезенский залив, на 45—60 км, а по рекам, впадающим в Несскую губу, — на 25—30 км. Берега рек выше уровня ежедневного прилива обрывистые, осыпающиеся.

Приморская полоса восточного побережья Белого моря всегда безлесна, так как древесная и кустарниковая растительность не выдерживают постоянного заливания морской соленой водой.

Согласно ботанико-географическому районированию европейской части СССР (Лавренко, Исаченко, 1976), побережье Белого моря от дельты Северной Двины до дельты Мезени относится к Североевропейской таежной провинции Евразиатской таежной (хвойнолесной) области, а западное побережье п-ва Канина — к Европейско-Западносибирской тундровой провинции Циркумполярной тундровой области. По зональному делению, район сел Шойна и Яжма относится к подзоне южных (кустарниковых) тундр, с. Шойна — к полосе мелкоерниковых, а с. Яжма — крупноерниковых тундр, район сел Койда, Долгощелье на Абрамовском берегу Белого моря, с. Несь на западном побережье п-ва Канина — к подзоне тундровых редколесий (лесотундре), пункты на Зимнем берегу и в дельтах рек Мезени и Северной Двины — к подзоне северотаежных лесов.

Растительность приморской полосы в различных подзонах однородна и представлена комплексом галофитных низкотравных приморских лугов (или «маршей») разной степени развития — от слабосформированных до сомкнутых, приморских галофитных группировок (аналогов «мокрых солончаков» аридных зон) и приморского псаммофитона на дюнах и песчаных береговых валах. В дельтах рек к ним добавляются пресноводные гидрофитные сообщества (заросли тростника и т. д.), а на отдельных участках, наиболее удаленных от моря, — настоящие луга.

Таксономический анализ флоры

Список растений приморской полосы насчитывает 61 вид и 1 подвид, относящийся к 41 роду и 19 семействам (табл. 1). Наиболее богаты по числу видов следующие семейства: *Poaceae* — 17, *Cyperaceae* — 9, *Asteraceae* — 6. Это те же семейства, что и в конкретных флорах этих мест (Сергиенко, 1978). В других семействах по 4 (*Chenopodiaceae*) и по 3 вида (*Caryophyllaceae*, *Plantaginaceae*, *Juncaceae*, *Primulaceae*). Наибольшее число видов (по 6) в родах *Carex* и *Puccinellia*. Во флоре отсутствуют семейства *Polygonaceae*, *Valerianaceae*, *Gentianaceae*, представленные в приморской флоре северо-запада европейской части СССР на побережье Балтийского моря (Быстрова, Миняев, 1969). Отсутствуют такие евразиатские виды, как *Artemisia rupestris*, *Atriplex littoralis*, *A. pedunculata*, *Centaurium pulchellum*, *Mulgedium tataricum*, *Scirpus tabernaemontani*, *Trifolium fragiferum*. Из европейской группы видов, распространенных главным образом в приатлантической и средней Европе, до восточного побережья Белого моря не доходят *Centaurium vulgare*, *Crambe maritima*, *Gentianella uliginosa*, *Salsola kali*, *Cakile baltica*, *Lotus balticus*, *Odontites litoralis*, *Valeriana salina*.

Географический анализ флоры

Определяющими экологическими факторами, влияющими на распределение растений по территории приморской полосы, являются засоление (как почвы, так и воды), активная седиментация, повышенная влажность воздуха, наличие туманов, механический состав почвы, высота местообитаний над уровнем малой воды. В зависимости от этих факторов все растения приморской террасы можно разделить на 3 группы.

Облигатные галофиты, занимающие наиболее засоленные места, строго приуроченные к приливно-отливной полосе: *Agrostis straminea*, *Aster tripolium*, *Dendranthema hultenii*, *Stellaria humifusa* и др. Всего 30 видов.

Факультативные галофиты, приуроченные к средне- и слабозасоленным почвам, а также к песчаным береговым дюнам: *Armeria labradorica*, *Lathyrus aleuticus*, *Mertensia maritima*, *Leymus arenarius* и др. Всего 21 вид.

Виды местной флоры (в общем негалофильные растения), выносящие слабое засоление почвы: *Allium schoenoprasum*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Rhodiola rosea*, *Senecio congestus*, *Matricaria hookeri* и др. Всего 11 видов.

В табл. 2 дано подразделение таксонов по географическим выделенным выше экологическим группам: широтным (арктические, бореальные и гипоарктиче-

ТАБЛИЦА 1

Список видов флоры приморской полосы восточного побережья Белого моря

№ п. п.	Вид	Экологическая группа	Широтная географическая группа	Долготная географическая группа	Обследованные пункты										
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	*Agrostis straminea* C. Hartm.	Обл	Б	Евр	—	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+
2	*A. stolonifera* L.	Фак	»	Еаз	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	»	»	»	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	*Allium schoenoprasum* L.	М	»	»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.	Фак	А	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6	*Armeria labradorica* Wallr.	»	»	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
7	*Aster tripolium* L.	Обл	Б	Еаз	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+
8	*Atriplex kuzenevae* N. Semen.	Фак	А	Евр	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
9	*A. lapponica* Pojark.	Обл	»	»	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
10	*A. nudicaulis* Bogusl.	»	ГА	»	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
11	*Blysmus rufus* (Huds.) Link	»	Б	Еаз	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla	»	»	Ц	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	*Calamagrostis deschampsioides* Trin.	»	А	Еаз	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+
14	*C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb.	М	Б	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	*Carex glareosa* Wahlenb.	Обл	А	»	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
16	*C. mackenziei* V. Krecz.	Фак	Б	Амфи	+	—	+	—	—	+	+	+	+	—	—
17	*C. paleacea* Wahlenb.	Обл	»	»	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	*C. recta* Boott	»	»	»	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	*C. salina* Wahlenb.	»	»	»	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
20	*C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem.	Фак	А	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
21	*Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin	»	Б	Еаз	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
22	*Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC.	»	А	Ц	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+
23	*Crepis nigrescens* Pohle	»	ГА	Евр	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
24	*Dendranthema hultenii* (A. et D. Löve) Tzvel.	Обл	А	Еаз	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	[illegible]
25	*Dupontia psilosantha* Rupr.	»	»	Ц	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
26	*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.	М	Б	»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
27	*Equisetum boreale* Bong.	»	ГА	»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
28	*Festuca ovina* L.	»	Б	Еаз	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
29	*F. rubra* L.	»	»	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
30	*Glaux maritima* L.	Обл	»	Еаз	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
31	*Hippuris lanceolata* Retz.	Фак	А	Ц	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
32	*H. tetraphylla* L.	Обл	»	»	+	+	—	+	—	+	—	+	+	+	+
33	*Honckenya diffusa* (Hornem.) A. et D. Löve	Фак	»	»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
34	*Juncus arcticus* Willd.	»	»	»	—	—	—	+	+	+	+	—	+	—	+
35	*J. atrofuscus* Rupr.	Обл	Б	Евр	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
36	*J. balticus* Willd.	Фак	»	»	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37	*Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed.	»	А	»	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
38	*Leymus arenarius* (L.) Hochst.	»	Б	»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
39	*Ligusticum scoticum* L.	»	»	Амфи	+	—	+	+	+	+	+	—	+	+	+
40	*Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Czer.	М	А	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
41	*Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray	Фак	»	Амфи	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
42	*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	М	Б	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
43	*Plantago maritima* L.	Обл	»	Евр	+	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—
44	*P. schrenkii* C. Koch	»	А	Еаз	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—
45	*P. subpolaris* Andrejev	»	»	Евр	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
46	*Potentilla egedii* Wormsk.	»	»	Ц	+	+	+	+	—	+	—	+	+	+	+
47	*Primula finmarchica* Jacq.	Фак	ГА	Евр	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+

№ п. п.	Вид	Экологическая группа	Широтная географическая группа	Долготная географическая группа	Обследованные пункты										
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
48	*Puccinellia capillaris* (Liljebl.) Jansen	Обл	А	Евр	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+
49	*P. coarctata* Fern. et Weath.	»	»	Амфи	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
50	*P. distans* (Jacq.) Parl.	М	Б	Евр	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
51	*P. maritima* (Huds.) Parl.	Обл	»	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
52	*P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.	»	А	Ц	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
53	*P. pulvinata* (Fries) V. Krecz.	»	»	Евр	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
54	*Ranunculus hyperboreus* Rottb. ssp. *tricrenatus* (Rupr.) A. et D. Löve	»	»	Ц	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
55	*Rhodiola rosea* L.	М	ГА	Еаз	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+
56	*Salicornia pojarkovae* N. Semen.	Обл	А	Евр	—	—	—	+	—	+	—	+	+	—	+
57	*Senecio congestus* (R. Br.) DC.	М	»	Ц	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
58	*Sonchus humilis* Orlova	Фак	»	Евр	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
59	*Spergularia marina* (L.) Griseb.	Обл	Б	Еаз	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
60	*Stellaria humifusa* Rottb.	»	А	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
61	*Triglochin maritimum* L.	»	Б	Еаз	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
62	*T. palustre* L.	Фак	»	Ц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Итого в обследованных пунктах				39	30	28	35	31	45	32	27	36	31	44

Примечание. Обл — облигатные галофиты; Фак — факультативные галофиты; М — виды местной флоры, способные выносить незначительное засоление почвы; А — арктические, ГА — гипоарктические, Б — бореальные широтные (зональные) элементы; Ц — циркумполярные, Еаз — евразиатские, Евр — европейские, Амфи — амфиатлантические долготные географические элементы. Знак «плюс» — вид присутствует, «минус» — вид отсутствует.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтных и долготных географических групп во флоре приморской полосы восточного побережья Белого моря

Экологическая группа	Широтная группа			Долготная группа			
	арктическая	бореальная	гипоарктическая	циркумполярная	европейская	евразиатская	амфиатлантическая
Облигатные галофиты	15/53.3	13/43.3	1/3.3	8/28.6	10/33.3	8/28.6	4/13.3
Факультативные галофиты	11/52.4	8/38.1	2/9.5	8/38.1	7/33.3	3/14.3	3/14.3
Виды местной флоры	2/18.2	7/63.6	2/18.2	7/63.6	1/9.1	3/27.5	—

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — в процентах.

ские) и долготным (циркумполярные, евразиатские, европейские, амфиатлантические) элементам.

Арктические облигатные галофиты представлены 7 циркумполярными (*Dupontia psilosantha*, *Hippuris tetraphylla*, *Puccinellia phryganodes*, *Stellaria humifusa* и др.) и 3 евразиатскими (*Calamagrostis deschampsioides*, *Dendranthema hultenii*, *Plantago schrenkii*) видами, доминирующими в растительных группировках на заливаемых береговых отмелях в пунктах, расположенных в подзоне южных кустарниковых тундр (села Яжма, Шойна). 4 европейских вида (*Atriplex*

lapponica, *Plantago subpolaris*, *Puccinellia capillaris*, *Salicornia pojarkovae*) доминируют на илистых отмелях в пунктах, расположенных в подзонах лесотундры и северотаежных лесов (Зимний, Абрамовский берега Белого моря, юг п-ва Канин). Арктический амфиатлантический вид *Puccinellia coarctata* доминирует в растительных группировках на отлогих заиленных участках в более северных пунктах — Койда, Шойна. Облигатный гипоарктический европейский вид *Atriplex nudicaulis* отмечен только для зоны лесотундры (Зимний берег), где он встречается на прибрежных засоленных рыхлых песках. Бореальные облигатные галофиты представлены циркумполярным видом *Bolboschoenus maritimus*, он найден на островах в дельте р. Северной Двины; 5 евразиатскими видами — *Aster tripolium*, *Triglochin maritimum*, *Glaux maritima*, *Blysmus rufus*, *Spergularia marina* (отмечен только для дельты р. Северной Двины, остальные встречены во всех пунктах). 4 европейских вида *Agrostis straminea*, *Juncus atrofuscus*, *Plantago maritima*, *Puccinellia maritima* встречаются во всех пунктах изученного района, а в устье р. Северной Двины являются доминантами ценозов на илистых отмелях. 3 бореальных амфиатлантических вида — *Carex paleacea*, *C. recta*, *C. salina* — едва заходят на восточное побережье Белого моря.

Факультативные галофиты представлены 11 арктическими, 2 гипоарктическими и 8 бореальными видами. Среди арктических больше всего (9) циркумполярных видов: *Armeria labradorica*, *Arctophila fulva*, *Juncus arcticus*, *Honckenya diffusa*, *Potentilla egedii*, *Cochlearia arctica*, *Hippuris lanceolata*, *Carex glareosa*, *C. subspathacea*. Они преобладают в пунктах, расположенных в подзоне лесотундры и северотаежных лесов (Зимний берег Белого моря, юг п-ва Канин). Иногда образуют чистые заросли по берегам ручьев, впадающих в реки (*Carex subspathacea*), а также являются примесью почти во всех растительных группировках, начиная от избыточно увлажненных до наиболее сухих и слабо засоленных — *Potentilla egedii*, *Armeria labradorica*, *Carex glareosa*. *Arctophila fulva* встречается как примесь в осочниках, а также на окраинах тундровых болот (Яжма, Шойна), где образует заросли. Арктические евразиатские виды не заходят на восточное побережье Белого моря. Европейские виды *Lathyrus aleuticus*, *Sonchus humilis* доминируют на песчаных береговых дюнах во всех изученных пунктах, а *Atriplex kuzenevae* отмечен лишь для п-ова Канин (Несь, Шойна). Из двух факультативных гипоарктических европейских видов *Crepis nigrescens* отмечен для наиболее северных пунктов (Койда, Шойна), а *Primula finmarchica* — во всех. 8 бореальных факультативных галофитов (1 циркумполярный — *Triglochin palustre*, 2 европейских — *Juncus balticus*, *Leymus arenarius*, 3 евразиатских — *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus arundinaceus*, *Cenolophium denudatum* — и 2 амфиатлантических — *Carex mackenziei*, *Ligusticum scoticum* растут повсеместно на среднезасоленных почвах и песчаных береговых дюнах.

Среди видов местной флоры, способных выносить некоторое засоление почвы, — 2 арктических, 2 гипоарктических и 7 бореальных. Арктические циркумполярные виды *Senecio congestus*, *Matricaria hookeri* отмечены для подзоны северотаежных лесов (дельта р. Мезени). Гипоарктический циркумполярный вид *Equisetum boreale* — обычное растение изученного района. Гипоарктический евразиатский вид *Rhodiola rosea* встречен в Верхней Золотице, Койде, Шойне в виде примеси в растительных группировках на редко заливаемых, хорошо увлажненных почвах у подножия коренного берега. Бореальные циркумполярные виды *Calamagrostis neglecta*, *Eleocharis palustris*, *Festuca rubra*, *Phragmites australis*, *Triglochin palustre* на восточном побережье Белого моря отмечены для всех пунктов, но в сложении растительного покрова приморских гигрогалофитных сообществ они играют незначительную роль. Бореальный европейский вид *Puccinellia distans* встречается повсеместно на слабозасоленных, хорошо дренированных почвах, иногда на древних береговых валах (устье р. Несь). Бореальные евроазиатские виды *Allium schoenoprasum*, *Festuca ovina* отмечены для всего восточного побережья Белого моря в растительных группировках на древних береговых валах, вышедших из сферы заливания морскими водами.

Таким образом, в составе флоры приморской полосы преобладают арктические (15 видов) и бореальные облигатные галофиты (13). Среди факультативных галофитов тоже преобладают арктические (11) и бореальные (8) виды, гипоарктические почти отсутствуют. Среди арктических облигатных галофитов

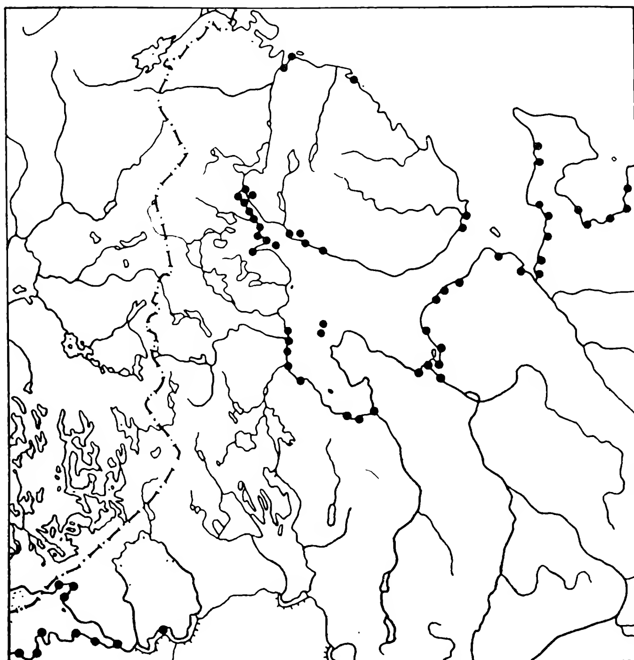


Рис. 2. Распространение на севере европейской части СССР *Aster tripolium*.

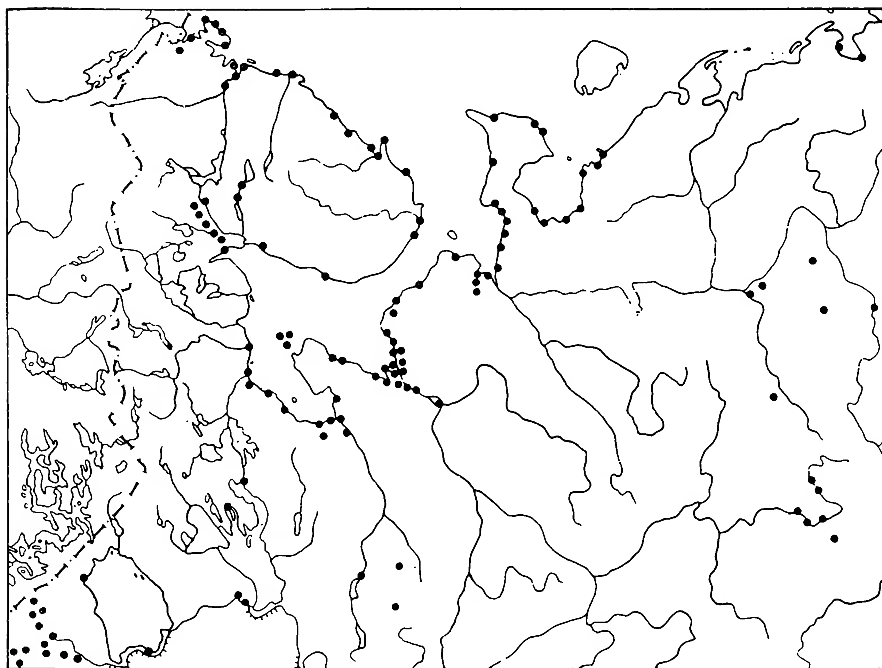


Рис. 3. Распространение на севере европейской части СССР *Triglochin maritimum*.

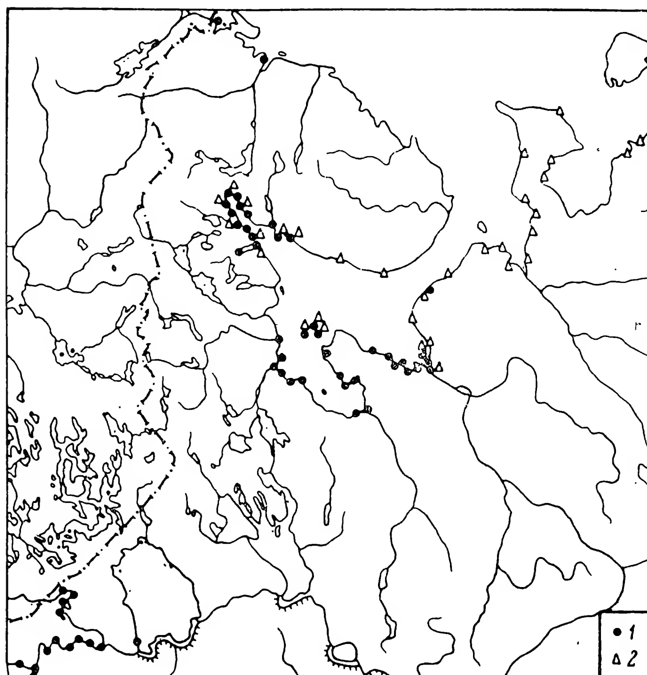


Рис. 4. Распространение на севере европейской части СССР *Glaux maritima* (*1*) и *Sonchus humilis* (*2*).

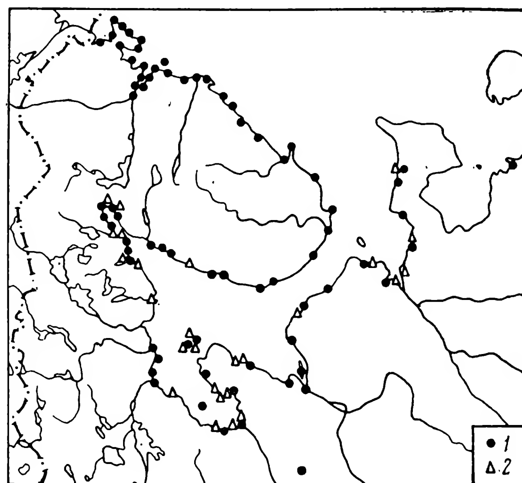


Рис. 5. Распространение на севере европейской части СССР *Ligusticum scoticum* (*1*) и *Salicornia pojarkovae* (*2*).

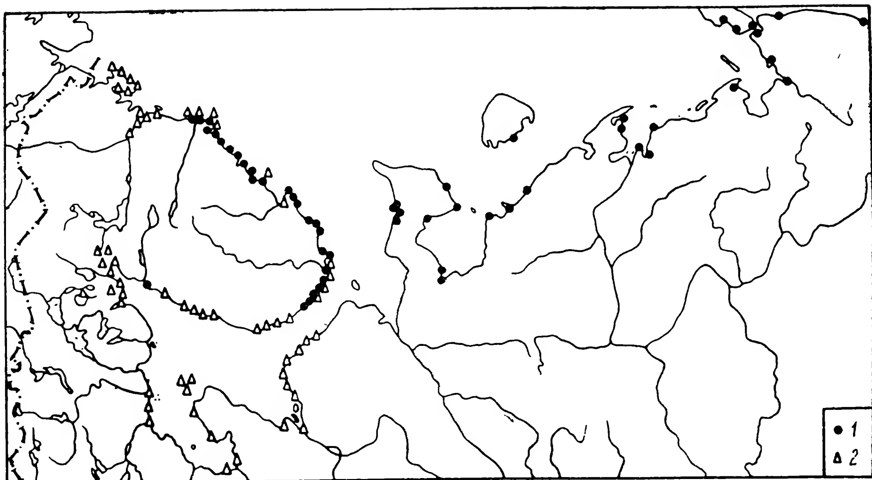


Рис. 6. Распространение на севере европейской части СССР *Dendranthema hultenii* (*1*) и *Mertensia maritima* (*2*).

10 видов с европейским ареалом и по 8 циркумполярных и евразиатских. Среди факультативных галофитов 8 циркумполярных, 7 — европейских и по 3 евразиатских и амфиатлантических вида. Хотя европейских облигатных галофитов и больше всего по числу видов, их роль в растительном покрове по сравнению с флорой побережья Балтийского моря, где они аспектируют во всех растительных группировках, снижена, доминируют в основном циркумполярные облигатные галофиты.

Число видов флоры приморской полосы колеблется в отдельных пунктах от 45 (с. Койда) до 27 (дельта р. Мезени). Наиболее богаты приморскими видами крайние южные и северные точки, за счет добавки бореальных видов на юге и арктических на севере. В пунктах, расположенных на Зимнем берегу Белого моря, многие бореальные и арктические виды отсутствуют. Большое число видов в дельте р. Северной Двины объясняется значительным опреснением вод Белого моря (соленость воды 14‰), поэтому там преобладают виды, связанные со средне- и слабозасоленными почвами. Некоторые из них — *Carex recta*, *C. paleacea*, *C. salina*, *Spergularia marina*, *Bolboshoenus maritimus*, *Blysmus rufus* — имеют здесь северо-восточные пределы своего распространения. В более суровых по климатическим условиям районах окрестностей сел Койда и Шойна много арктических видов. Облигатные галофиты преобладают по числу видов в наиболее богатых во флористическом отношении пунктах: дельта р. Северной Двины — 15 видов, с. Койда — 20, с. Шойна — 17. Число факультативных галофитов колеблется от 12 (дельта р. Северной Двины, Патракеевка, Яжма) до 17 (Шойна). Число видов местной флоры, способных выносить некоторое засоление почвы, во всех изученных пунктах равно 9.

В заключение приводим карты распространения на севере европейской части СССР наиболее характерных представителей флоры приморской полосы.

Aster tripolium — доминант на сильно засоленных и часто заливаемых почвах. На восточном побережье Белого моря встречается в устьях всех рек. Самое восточное местонахождение — устье р. Пеши. Для этого вида характерна беломорско-балтийская дизъюнкция, он отмечен также на побережьях Ладожского озера. Ю. Д. Цинзерлинг (1925), а вслед за ним и Е. Г. Победимова (1964) считают, что здесь мы имеем дело с литоральным реликтом поздне- и послеледникового периода, так как в то время в северной Европе имела место морская трансгрессия, отодвинувшая береговую линию, а вместе с ней и прибрежную растительность в глубь материка, где она сохранилась по берегам озер до настоящего времени (рис. 2).

Triglochin maritimum на восточном побережье Белого моря встречается повсеместно. На севере европейской части СССР крайнее северо-восточное местонахождение его — устье р. Море-Ю, интересными являются местонахожде-

ния в промежуточных районах восточно-европейской равнины между приморскими частями ареала и его основной частью на северодвинско-балтийском и северодвинско-печерском водоразделах (рис. 3).

Glaux maritima ранее для восточного побережья Белого моря не указывался. Нами был собран в дельте р. Северной Двины и в устье р. Золотицы — крайнее северо-восточное местонахождение. Основная часть ареала приурочена к степной и полупустынной зонам Евразии (рис. 4, *1*).

Sonchus humilis — обычное растение изученного района. Растет на песчаных береговых дюнах. Северо-восточная граница ареала проходит на п-ве Канин от устья р. Мант-яга к устью р. Сесь-яга (рис. 4, *2*).

Salicornia pojarkovae — эндемик Белого моря и его островов. Встречен нами на илистых отмелях в устье рек Койда, Шойна. Отмечен для Кандалакшской губы, Соловецкого острова, для Летнего берега Белого моря (с. Пертоминск) (рис. 5, *2*).

Ligusticum scoticum на восточном побережье Белого моря произрастает повсеместно на рыхлых засоленных песках (рис. 5, *1*).

Dendranthema hultenii нами был встречен только в с. Шойна, в европейской части южнее полярного круга почти не заходит и встречается в следующих пунктах: Мурман (повсеместно), п-ов Канин, Малоземельская и Большеземельская тундры (рис. 6, *1*).

Mertensia maritima на восточном побережье Белого моря севернее с. Ручьи не встречается (рис. 6, *2*).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1931). Растительность тундры северного Канина. В кн.: Оленьи пастбища Северного края, 1. Архангельск, Изд. Севкрайгосторга. — Быстрова В. И., Миняев Н. А. (1969). Материалы к эколого-географической характеристике галофитов северо-запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. Л., Изд. ЛГУ. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). М.; Л., Изд. АН СССР. — Гревингк К. П. (1848). Геогностическая поездка г. Гревингка к берегам Онежского озера и на Канин полуостров. Изв. Русск. геогр. общества, 3. — Корчагин А. А. (1935). Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, 2. — Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. (1976). Зональное и провинциальное разделение европейской части СССР. Изв. ВГО, 108, 6. — Победимова Е. Г. (1964). О приморских элементах флоры побережий Ладожского озера. Бот. ж., 49, 10. — Поле Р. (1907—1912). Материалы для флоры Северной России. Изв. СПб. бот. сада, 1—2. — Сергиенко В. Г. (1978). О распространении видов растений на полуострове Канин. Бот. ж., 63, 1. — Цинзерлинг Ю. Д. (1925). Растения морских побережий на берегах озер северо-запада СССР. Ж. Русск. бот. общ., 10, 3—4. — Шренк А. Г. (1855). Путешествие по северо-востоку европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам, предпринятое по высочайшему повелению в 1837 г. СПб. — Якобий А. И. (1891). Канинская тундра. Тр. Общ. естествоисп. Казан. унив., 23, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 X 1982.

УДК 582.71 (597)

Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ *ROSACEAE* ВЬЕТНАМА

NGUEN TIEN HIEP, G. P. YAKOVLEV. ADDITIONS TO THE FLORA OF THE *ROSACEAE* OF VIET-NAM

Выявлены новые для науки и для Вьетнама представители сем. *Rosaceae*.

Последняя обработка сем. *Rosaceae* Вьетнама сделана J. Vidal и Nguyen Van Thuan в 1968 г. (Vidal, 1968; Nguyen Van Thuan, 1968) для «Flora du Cambodge, du Laos et du Vietnam». Она основана на коллекциях так называемого французского периода в ботанике Индокитая (Яковлев и др., 1982).

В соответствии с планом подготовки «Флоры СРВ» мы пересмотрели розоцветные Вьетнама, учтя материалы, хранящиеся в национальных Гербариях СРВ и Гербариях СССР. В результате удалось выявить ряд новых как для науки, так и для Вьетнама таксонов. Были сделаны также некоторые номенклатурные изменения. Все эти изменения и дополнения приведены ниже. С их учетом во флоре Вьетнама теперь насчитывается 125 естественно произрастающих видов розоцветных (вместе с культивируемыми 139 видов). Эти виды распределены по родам следующим образом: *Spiraea* — 2, *Neillia* — 1, *Rubus* — 54, *Geum* — 1, *Fragaria* — 2 (1 культивируемый), *Duchesnea* — 1, *Potentilla* — 4, *Rosa* — 13 (4 культивируемых), *Agrimonia* — 2, *Pyracantha* — 1, *Cotoneaster* — 1, *Sorbus* — 8, *Photinia* — 9, *Stranvaesia* — 2, *Eriobotrya* — 12 (1 культивируемый), *Rhaphiolepis* — 3, *Pyrus* — 4 (3 культивируемых), *Malus* — 2 (1 культивируемый), *Docynia* — 1, *Prunus* — 16 (4 культивируемых).

Подсем. 1. *Spiraeoideae* Focke

Spiraea L.

1. *S. japonica* L. fil. 1781, Suppl. Pl. Syst. Veg.: 262; Хьеп и Яковл. 1980, Бот. журн., 65, 6 : 873.

Вьетнам: пров. Хатуен.

Общ. распр.: Япония, Китай, Индия.

Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, 1500 m alt., XII 1976, Biên, Hiệp et Khôi, n° 3 (HN, LE); ib., XII 1976, Bân, Biên, Hiệp et Khôi, n° 39 (HN, LE).

2. *S. kwangsiensis* Yii var. *dongvanensis* Hiep, 1980, Бот. журн. 65, 6 : 873.

Вьетнам: пров. Хатуен.

Общ. распр.: Китай.

Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Dồng Văn, IV 1975, Hiệp, n° n° 14 461, 14 462, 14 463 (HN, LE).

Neillia M. Roem.

1. *N. thyrsiflora* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 228.

var. *thyrsiflora*.

Вьетнам: пров. Каобанг.

Общ. распр.: Индия (Сикким, Ассам), Непал, Китай.

Specimina examinata. Prov. Cao Bằng: Nguyên Binh, Pia Ouac, 800—1200 m alt., IX 1963, sine coll., n° 2362 (HN); ib., VI 1976, Biên et Do', n° 23 (HN); ib., VI 1976, Dào, Khôi et Phú, n° 70 (HN).

Подсем. 2. *Rosoideae*

Potentilla L.

1. *P. sundaica* (Blume) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 1 : 219. — *Fragaria sundaica* Blume, 1827, Brijdr. Fl. Ned. Ind. 17 : 1106. — *Potentilla kleiniana* Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Penins. Ind. Or. 1 : 300.

Вьетнам: провинции Хоангльеншон, Хатуен, Каобанг, Хашонбинь.

Общ. распр.: Япония, п-ов Корея, Китай (южн.), Лаос, Индонезия (о. Ява).

Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1650 m alt.; VII, 1963, sine coll., n° 2409 (HN); ib., IX 1963, Khôi, n° 1040 (HN); ib., I 1975, Hiệp, n° n° 8658A, 8700A (HN); Bắc Hà, X 1976, Do' Khôi et Hiến, n° 407 (HN). — Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, 1620 m alt., IV 1975, Hiệp, n° 14264 (HN); Bắc Quang, IV 1975, id., n° 14 574 (HN). — Prov. Cao Bằng: Nguyên Binh, Pia Ouac, IX 1963, sine coll., n° 2356 (HN); ib., XII 1974, Hiệp, n° 8282 (HN); Tĩnh Túc, X 1966, Biên, n° 5767 (HN).

Agrimonia L.

1. *A. pilosa* Ledeb. 1823, Index Sem. Hort. Dorp. Suppl. : 1. — *A. nepalensis* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 229; Vidal, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 6 : 134.

a. var. *pilosa*.

Вьетнам: провинции Хоангльеншон, Хатуен, Каобанг, Лангшон, Виньфу.

Общ. распр.: Европа, СССР, Япония, Монголия, п-ов Корея, Китай, о. Тайвань, Индия, Лаос (сев.), Таиланд.

Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500 m alt., X 1976, Hiệp, n°n° 8A, 9A (HN); ib., sine coll., n° 7642 (HN). — Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, 1620 m alt., VI 1963, Khôi n° 2280 (HN). — Prov. Cao Bằng: Tĩnh Túc, VI 1976, Biên et Do', n° 182 (HN). — Prov. Vĩnh Phú: Tam Da'o, 900 m alt., X 1975, Hiệp, n° 15 180 (HN); ib., VII 1976, sine coll., n° 167 LX—VN (HN, LE).

b. var. *obovata* (Skalicky) Hiep et Yakovl. comb. nov. — *A. nepalensis* D. Don var. *obovata* Skalicky, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 6 : 135.

Вьетнам: провинции Хоангльеншон, Каобанг.

Общ. распр.: Китай (южн.), Лаос.

Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500 m alt., X 1976, Hiệp, n° 4A (HN).

Rosa L.

1. *R. transmorrisonensis* Hayata, 1913, Icon. Pl. Forms. 3 : 97.

Вьетнам: культивируется в провинции Хоангльеншон.

Общ. распр.: о. Тайвань, Филиппины (о. Лузон).

Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500 m alt., X 1976, Hiệp, n° 15 (HN).

2. *R. multiflora* Thunb. 1784, Fl. Jap. : 214.

Вьетнам: культивируется в провинциях Ханой и Ламдонг.

Общ. распр.: широко культивируется в тропических областях и странах умеренного климата Евразии.

Specimina examinata. Prov. Há Nội: X 1963, sine coll., sine numero (HN); sine loco, n° n° 15 TB, 31 (HN). — Prov. Lâm Dồng: Dà Lạt, 1500 m alt., I 1976, Liên, n° 13 (HN).

3. *R. leschenaultiana* (Thory) Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Penins. Ind. Or. 1 : 301.

Вьетнам: пров. Хатуен.

Общ. распр.: Китай, Индия.

Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, IV 1975, Hiệp, n°n° 14 372, 14 390 (HN).

4. *R. longicuspis* Bertol. 1861, Mem. Acad. Ist. Bologna, 11 : 201.

Вьетнам: пров. Хоангльеншон.

Общ. распр.: Индия, Китай (юго-зап.).

Specimina examinata. Prov. Hoáng Liên So'n: Sapa, 1500 m alt., X 1976, Hiệp, n° 9 (HN); ib., X 1976, Hiệp, Nhan et Tụ', n° 102 (HN).

5. *R. rubus* Lévl. et Vaniot, 1908, Bull. Soc. Bot. France, 55 : 55.

Вьетнам: пров. Хатуен.

Общ. распр.: Китай (южн.).

Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, IV 1975, Hiệp, n°n° 14 320, 14 391 (HN, LE).

6. *R. yunnanensis* (Crép.) Boulenger, 1933, Bull. Jard. Bot. Bruxelles 9, 4 : 235. — *R. moschata* Herrm. var. *yunnanensis* Crép. 1887, Bull. Soc. Bot. Belg. 25, 2 : 201. — *R. helenae* auct. non Rehd.: Vidal, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 6 : 140, p. p. quoad pl.

Вьетнам: пров. Хоангльеншон.

Общ. распр.: Китай (юго-зап.).

Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500 m alt., VI 1962, Huyền, n° 6833 (HN); ib., VI 1963, sine coll., n° 12 305 (HN).

7. *R. yenminhensis* Hiep et Yakovl. 1984, Новости сист. высш. раст. 21.

В ь е т н а м: пров. Хатуен.
О б щ. р а с п р.: эндемик.
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hà Tuyên: Yên Minh, V 1975, Hiệp, n° 14 240 (HN, LE).

Rubus L.

1. *R. althaeioides* Hance, 1861, Ann. Sci. Nat. Paris, sér. 4, 15 : 223. — *R. involucratus* Focke, 1911, Biblioth. Bot. 72, 2 : 132; Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 16, syn. nov.
В ь е т н а м: пров. Хоангльеншон.
О б щ. р а с п р.: Китай (южн.).
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1600 m alt., I 1975, Hiệp, n°n° 8683A, 8858A (HN).
2. *R. caudatisepalus* Hiep et Yakovl. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 108.
В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Бактхай.
О б щ. р а с п р.: эндемик.
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, sine coll., n° 75 (HN). — Prov. Băc. Thái: Dại Tu', 1967, Khê, sine numero (HN).
3. *R. sorbifolius* Maxim. 1871, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 17 : 158. — *R. asper* auct. non Wall. ex D. Don: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 24, p. p. excl. typo.
В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Хатуен, Каобанг, Бактхай, Виньфу, Биньчитхьен, Зиялай-Контум, Фукхань, Ламдонг.
О б щ. р а с п р.: Япония, п-ов Корея, Китай, Индия, Лаос, Таиланд, Индонезия.
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, VI 1963, sine coll., sine numero (HN). — Prov. Cao Bằng: Pia Ouac, 800—1000 m alt., XII 1974, Hiệp, n° 8285 (HN); Ba'o Lạc, X 1966, sine coll., sine numero (HN). — Prov. Viñh Phú: Tam Da'o, 900 m alt., sine coll., n° 4539 (HN). — Prov. Gialai-Kontum: Konplong, XI 1978, Hiếń, n° 549 (HN); ib., XI 1978, Nhan, n° 505 (HN).
4. *R. rosaifolius* J. E. Sm. var. *asper* (Wall. ex D. Don) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 1 : 224. — *R. asper* Wall. ex D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 234.
В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Ламдонг.
О б щ. р а с п р.: Индия, Бирма, Малайзия, Индонезия (о. Суматра).
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500—1600 m alt., I 1975, n°n° 8837, 8863 (HN). — Prov. Lâm Dông: Dà Lạt, 1500 m alt., I 1980, Do', n° 67 (HN).
5. *R. parvifolius* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 1197. — *R. triphyllus* Thunb. 1784, Fl. Jap. : 215; Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 29.
В ь е т н а м: провинции Бактхай, Каобанг, Лангшон, Ханамнинь, Тханьхоа.
О б щ. р а с п р.: СССР (Дальн. Восток — Курилы), Япония, п-ов Корея, Китай (сев.-вост.), о. Тайвань, Индия.
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Lang So'n; Hu'ũ luñg, I 1965, sine coll., n° 3818 (HN); ib., II 1974, sine coll., sine numero (HNU). — Prov. Hà Nam Ninh: Cúc phuo'ng, VI 1969, sine coll., sine numero (HNF); Kim ba'ng, IX 1976, Hiệp, n° 144 (HN); ib., IX 1976, Lộc. n° P3007 (HN).
6. *R. pinfaënsis* Lévl. et Vaniot, 1904, Bull. Soc. Agric. Sarthe 5. — *R. erythrolasius* Focke, 1911, Biblioth. Bot. 72, 2 : 197; Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 36, syn. nov. — *R. ellipticus* auct. non J. E. Sm.: Thuan, 1968, l. c. : 33.
В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Каобанг.
О б щ. р а с п р.: Китай, Индия, Филиппины, Австралия.
S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500—1600 m alt., I 1975, Hiệp, n°n° 8702, 8703, 8760 (HN).
7. *R. assamensis* Focke, 1874, Abh. Naturw. Ver. Bremen, 4 : 197. — *R. tiliaceus* auct. non J. E. Sm.: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 48, p. p. quoad pl.
В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Каобанг.
О б щ. р а с п р.: Китай, Индия.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Cao Bằng: Nguyên Binh, Pia Ouac, 900—1200 m alt., VI 1976, Biên et Do', n° 17 (HN).

8. *R. sapaënsis* Hiep et Yakovl. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 109. — *R. chroosepalus* auct. non Focke: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 42.

В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Хатуен, Виньфу.

О б щ. р а с п р.: эндемик.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoang Liên So'n: Sapa, 1500—1600 m alt., I 1975, Hiệp, n° 8654 (HN); ib., X 1976, Dào, Khôi, Nhan et Tụ', n° 282 (HN); ib., X 1976, Do' et Khôi, n° 109 (HN).— Prov. Vĩnh Phú: Tam Da'o, 900—1000 m alt., X 1975, Hiệp, n° 15 056 (HN); ib., 25 VII 1976, n° 158 LX—VN (HN, LE).

9. *R. ligulatifolius* Hiep et Yakovl. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 110. — *R. acuminatus* auct. non J. E. Sm.: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 45, p. p. quoad pl.

В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Каобанг.

О б щ. р а с п р.: эндемик.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Cao Bằng.: Ngyuên Binh, Pia Quac, 1000—1200 m alt., VI 1976, Daò, Khôi et Phú, n°n° 5, 76 (HN, LE).

10. *R. laxus* Focke, 1910, Biblioth. Bot. 72, 1 : 63. — *R. elongatus* auct. non J. E. Sm.: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 38, p.p. quoad pl.

В ь е т н а м: пров. Хоангльеншон.

О б щ. р а с п р.: Китай (пров. Юньнань).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1500—1600 m alt., VI 1962, Quỳnh, n° 6904 (HN); ib., VII 1963, sine coll., n° 1458 (HN).

11. *R. pinnatisepalus* Hemsl. 1892, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 29 : 305

В ь е т н а м: пров. Каобанг, Виньфу, Зиялай-Контум.

О б щ. р а с п р.: Китай (сев.), о. Тайвань.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Cao Bằng: Hạ Lang, XII 1974, Hiệp, n°n° 8153, 8154, 8155 (HN). — Prov. Vĩnh Phú: Tam Da'o, 900 m alt., X 1975, id., n°n° 15 176, 15 177 (HN). — Prov. Gialai-Kontum: Dak Chong, III 1978, Biên, n° 469 (HN); An Khê-Song Long, IV 1978, Nhan, n° 370 (HN).

12. *R. reflexus* Ker, 1820, Bot. Reg. 6 : 461.

В ь е т н а м: пров. Лангшон.

О б щ. р а с п р.: Китай (южн.).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Lạng So'n: Chi Lăng, Ôn Châu, VIII 1963, Hanh, n° 8 (HN).

13. *R. tamdaoënsis* Hiep et Yakovl. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 113. — *R. clemens* auct. non Focke: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 66, p. p. min.

В ь е т н а м: провинции Лангшон, Виньфу, Хашонбинь.

О б щ. р а с п р.: эндемик.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Lạng So'n: Bắc So'n, XI 1974, Biên, n° 8077 (HN). — Prov. Vĩnh Phú: Tam Da'o, 900—1000 m alt., X 1975, Hiệp, n° 14861 (HN, LE). — Prov. Hà So'n Binh: mont Bavi, vers 500 m alt., 2 X 1940, n° 7060 (HN).

14. *R. clemens* Focke, 1910, Biblioth. Bot. 72, 1 : 105.

Образцы, определенные Nguyen Van Thuan как *R. clemens*, в действительности относятся либо к *R. tamdaoënsis*, либо к *R. truncatifolius*. Однако в новых сборах (Bân, Biên, Khôi et Hiệp, n° 34), неизвестных Thuan, мы обнаружили настоящий *R. clemens*.

В ь е т н а м: пров. Хатуен.

О б щ. р а с п р.: Китай (юго-зап.).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, XII 1976, Bân, Biên, Khôi et Hiệp, n° 34 (HN).

15. *R. truncatifolius* Hiep et Yakovl. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 112. — *R. clemens* auct. non Focke: Thuan, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7 : 66, p. p.

a. var. *truncatifolius*.

В ь е т н а м: пров. Хоангльеншон, Каобанг.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1700 m alt., VIII 1942, Pételot, n° 7935 (HN, P); ib., VII 1944, Vidal, sine numero (P); ib., X 1976, Do'et Khôi, n° 106 (HN, LE); ib., X 1976, Hiệp, Nhan et Tụ', n°n° 10, 95 (HN). — Prov. Cao Bằng: Nguyên Bình, Pia Ouac, XII 1974, Hiệp, n°n° 8234, 8239, 8306 (HN); ib., VI 1976, Biên et Do', n°n° 33, 34 (HN); ib., VI 1976, Khôi, Nhan et Vệ, n° 56 (HN).

b. var. *sinhoensis* Hiep et Yakovl. 1982, l. c. : 113.

В ь е т н а м: провинции Лайтяу, Каобанг.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Lai Châu: Sin Hồ, XII 1963, sine coll., n° 2331 (HN). — Prov. Cao Bằng: Nguyên Bình, Pia Ouac, XII 1974, Hiệp, n° 8289 (HN).

О б щ. р а с п р.: эндемик.

Подсем. 3. *Maloideae* Weber

Pyracantha M. Roem.

P. crenulata (D. Don) M. Roem. 1847, Fam. Nat. Reg. Veg. Syn. 3 : 220.

var. *crenulata*.

В ь е т н а м: провинции Хоангльеншон, Хатуен.

О б щ. р а с п р.: Непал, Бутан.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. — Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 21 IV 1964, Sâm, sine numero (HNU). — Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, IV 1975, Hiệp, n° 14 239 (HN).

Cotoneaster Medik.

C. glaucophyllus Franch. 1889, Pl. Delav. : 222.

В ь е т н а м: пров. Хатуен.

О б щ. р а с п р.: Китай (южн.).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, IV 1975, Hiệp, n°n° 14 374, 14 460 (HN); ib., XII 1976, Ban, Biên, Khôi et Hiệp, n° 37 (HN).

Sorbus L.

1. *S. ursina* (Wenzig) Hedl. 1901, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 35, 1 : 35; Хьеп и Яковл. 1981, Бот. журн. 66, 8 : 1187.

2. *S. corymbifera* (Miq.) Hiep et Yakovl. 1981, Бот. журн. 66, 8 : 1188.

С территории Вьетнама известны две разновидности: var. *corymbifera* и var. *turbinata* (Card.) Hiep et Yakovl.

Помимо образцов, перечисленных J. Vidal (1968) и Нгуен Тьен Хьепом и Г. П. Яковлевым (1981), известны еще два образца: Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, XI 1963, Chi, sine numero (HN); ib., sine coll., n° Bo 126 (HNF).

3. *S. subulata* (Vidal) Hiep et Yakovl. 1981, Бот. журн. 66, 8 : 1188.

4. *S. brevipetiolata* Hiep et Yakovl. 1981, Бот. журн. 66, 8 : 1189.

Photinia Lindl.

1. *Ph. cucphuongensis* Hiep et Yakovl. 1980, Бот. журн. 65, 9 : 1251.

2. *Ph. moiorum* (Chev.) Vidal, 1968, in Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 6 : 48.

В ь е т н а м: пров. Зиялай-Контум.

О б щ. р а с п р.: Лаос.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Gialai-Kontum: Konplong, XI 1978, Biên, n°n° 896, 899 (HN); ib., XI 1978, Hiển, n°n° 534, 535 (HN); ib., XI 1978, Nhan, n° 467 (HN).

Eriobotrya Lindl.

1. *E. serrata* Vidal, 1965, Adansonia, 5 : 558.

В ь е т н а м: пров. Виньфу.

Общ. распр.: Китай (юго-зап.), Лаос.
Specimina examinata. Prov. Viñh Phú: Tam Da'o, 900 m alt., X 1975, Hiệp, 15101 (HN).
2. *E. henryi* Nakai, 1924, Journ. Arn. Arb. 5 : 70.
Вьетнам: пров. Хоангльеншон.
Общ. распр.: Бирма, Китай (пров. Юньнань).
Specimina examinata. Prov. Hoàng Liên So'n: Sapa, 1600 m alt., X 1976, Hiệp, Nhan et Tụ', n° 28 (HN).
3. *E. seguinii* (Lévl.) Card. ex Guill. 1924, Bull. Soc. Bot. France, 71 : 287. — *Symplocos seguinii* Levl. 1912, Feddes Repert. 10 : 431.
Вьетнам: пров. Хатуен.
Общ. распр.: Китай.
Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Phó Ba'ng, IV 1975, Hiệp, n° 14371 (HN); ib., XII 1976, Bân, Biên, Hiệp et Khôi, n° 38 (HN).
4. *E. stipularis* Craib, 1929, Kew Bull. : 109.
Вьетнам: пров. Дарлак.
Общ. распр.: Таиланд, Кампучия.
Specimina examinata. Prov. Dắc lắc: Thuận An, III 1980, Lộc, n° 4122 (HNU).

Malus Mill.

M. pumila Mill. 1768, Gard. Dict. ed 8 : n° 3.
Вьетнам: культивируется в провинциях Хоангльеншон и Хатуен.
Specimina examinata. Prov. Hà Tuyên: Qua'n Bạ, IV 1975, Hiệp, n° 14 263 (HN); Phó Ba'ng, IV 1975, id., n°n° 14 317, 14 371 (HN).

Подсем. 4. *Prunoideae* Focke

Prunus L.

1. *P. filopilosa* Hiep et Yakovl. 1984, Новости сист. высш. раст. 21.
Вьетнам: провинции Виньфу, Куангнам-Дананг.
Общ. распр.: эндемик.
Specimina examinata. Prov. Viñh Phú: Tam Da'o, 900 m alt., VIII 1961, Doãn, n° 3686 (LE); ib., II 1965, sine coll., n° 4588 (HN); ib., X 1975, Hiệp, n°n° 14 912, 15 132, 15 175 (HN, LE). — Prov. Qua'ngnam-Dànăng: Liên Chiêũ pres Tourane, 600 m alt. 15 VIII 1923, Poilane, n° 7530 (HN, P).
2. *P. arborea* (Blume) Kalkm, 1965, Blumea, 13 : 90.
a. var. *arborea*.
Вьетнам: пров. Зиялай-Контум.
Общ. распр.: Филиппины, Малайзия, Индонезия, о. Новая Гвинея.
Specimina examinata. Prov. Gialai-Kontum; Dắc Doa, XI 1978, Phu'o'ng, n° 775 (HN).
b. var. *densa* (King) Kalkm. 1965, l. c.: 100.
Вьетнам: пров. Зиялай-Контум.
Общ. распр.: Таиланд, Малайзия, Индонезия (острова Суматра, Калимантан).
Specimina examinata. Prov. Gialai-Kontum: Konplong, XI 1978, Hiện, n° 536 (HN); ib., XI 1978, Li, n° 657 (HN); ib., XI 1978, Phu'ong, n° 702 (HN).
3. *P. zippeliana* Miq. 1855, Fl. Ind. Bat. 1 : 367.
Вьетнам: провинции Лам Донг, Хоангльеншон.
Общ. распр.: Китай, Япония.
Specimina examinata. Prov. Lâm Dong, Dalat, Prenn, 27 XII 1982, LX—VN, n° 944 (LE, HN).

ЛИТЕРАТУРА

Нгуен Тьен Хьеп, Яковлев Г. П. (1981). Род *Sorbus* (*Rosaceae*) во флоре Вьетнама. Бот. ж., 66, 8. — Яковлев Г. П., Нгуен Тьен Бан, Нгуен Тьен Хьеп. (1982). О научных Гербариях Социалистической Республики Вьетнам. Бот. ж.,

67, 9. — Nguyen Van Thuan. (1968). *Rosaceae*. II *Rubus*. In: Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 7. — Vidal J. E. (1968). *Rosaceae*. I. (excl. *Rubus*). In: Aubréville, Fl. Camb., Laos et Vietnam, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинградский химико-фармацевтический
институт.

Получено 14 IX 1982.

УДК 632.51 (47+57)

Н. И. Золотухин

АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ АЛТАЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

N. I. ZOLOTUKHIN. ADVENTIVE PLANTS IN THE ALTAI RESERVE

Сообщается о 88 видах адвентивных растений, найденных на территории Алтайского заповедника с 1934 по 1981 г., в том числе 8 видов приведены впервые для Сибири.

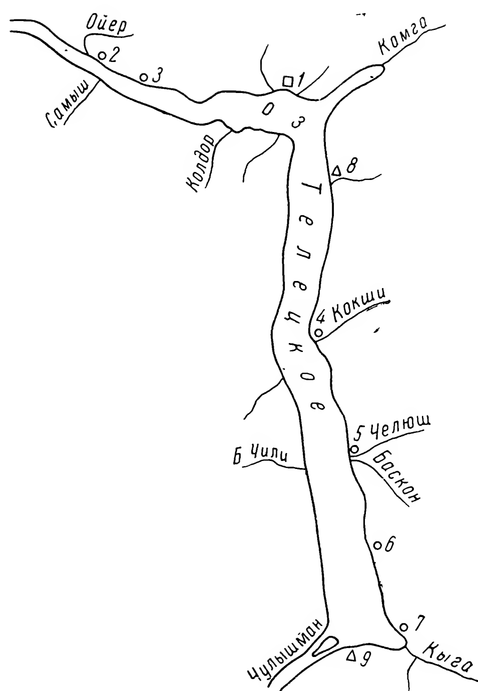
Алтайский государственный заповедник (АГЗ) находится в пределах Турачакского и Улаганского районов Горно-Алтайской АО и в настоящее время занимает площадь 881 481 га. В силу исторически сложившихся обстоятельств в Прителецкой части его территории расположены пос. Яйлю, 6 кордонов (Караташ, Байгазан, Кокши, Челюш, Беле, Чири) и 2 туристские стоянки (Большой Корбу, Карагай). Эти пункты (см. рисунок), а также сады (около 70 га), конные тропы, пастбища, сенокосы, хотя и занимают в совокупности менее 1% площади АГЗ, являются местами концентрации адвентивных растений, которые затем могут внедряться в мало нарушенный растительный покров заповедника, тем самым снижая его ценность как эталона.

Сведения о растениях, произраставших на территории заповедника в 1934—1935 гг., имеются в «Списке растений Алтайского государственного заповедника» (Хомутова и др., 1938). В работе указаны 18 заносных видов, встречающихся в АГЗ и в настоящее время: *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. (*Panicum crusgalli* L.), *Setaria glauca* (L.) Beauv., *S. viridis* (L.) Beauv., *Poa annua* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Amaranthus retroflexus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Spergula arvensis* L., *Brassica campestris* L., *Thlaspi arvense* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Geranium sibiricum* L., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. (*E. cristata* Willd.), *Solanum nigrum* L., *Hyoscyamus niger* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Chamomilla recutita* (L.) Rauschert (*Matricaria chamomilla* L.), *Ch. suaveolens* (Pursh) Rydb. (*Matricaria suaveolens* (Pursh) Buchen). Пять других видов (*Agrostemma githago* L., *Agrimonia asiatica* Juz. (*A. eupatoria* auct.), *Linum usitatissimum* L., *Epilobium hirsutum* L., *Galeopsis ladanum* L.) выпали из состава адвентивной флоры, так как встречались преимущественно в посевах зерновых, которые с середины 60-х годов в заповеднике не выращиваются. Имеется указание (Сергиевская, 1960) о произрастании *Juncus ranarius* Song. et Perrier ex Billot (*J. ambiguus* auct.) в окрестностях пос. Яйлю. В 1981 г. этот вид собран в указанном пункте и нами (по западинам на дорогах).

Исследуя флору Алтайского заповедника в 1973—1981 гг., мы специальное внимание уделяли адвентивным растениям. Ниже мы характеризуем те виды, которые в литературе не были указаны для заповедника. Материалы по роду *Alchemilla* L. пока не обработаны и в настоящую статью не вошли. В список мы не включаем многочисленные культурные растения (более 150 видов), сознательно сохраняемые в огородах, садах, цветниках. Не учитываем также деревья и кустарники, посаженные человеком, но произрастающие многие годы без ухода (виды родов *Armeniaca*, *Malus*, *Fraxinus*, *Sorbaria* и др.). При цитировании местонахождений адвентивных видов растений, впервые выявленных в Горно-Алтайской АО, указываем коллекторов. Гербарные сборы (более 500 листов) хранятся в АГЗ, дублеты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Ко-

Места концентрации адвентивных растений в Прителецкой части Алтайского государственного заповедника.

1 — пос. Яйлю; кордоны: 2 — Караташ, 3 — Байгазан, 4 — Кокши, 5 — Челюш, 6 — Беле, 7 — Чири; стоянки туристов: 8 — Большой Корбу, 9 — Карагай.



марова АН СССР (Ленинград). Латинские названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981).

Echinochloa occidentalis (Wiegand) Rydb. В Сибири указывается только для Даурии (Цвелев, 1976). В АГЗ обнаружен в двух пунктах, где произрастают немногие цветущие и плодоносящие растения: кордон Челюш, сорное в огороде, 14 IX 1978, Н. И. Золотухин; кордон Чири, сорное в огороде, 20 VIII 1980, Золотухин.

Echinochloa utilis Ohwi et Yabuno. Для Сибири ранее не приводился. В АГЗ встречен однажды: кордон Беле, сорное в огороде, 8 IX 1980, Золотухин. В 1981 г. уже не обнаружен и должен быть отнесен к эфемерофитам.

Panicum miliaceum L. ssp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel. Для Алтая подвид приводится Н. Н. Цвелевым (1976). На территории АГЗ собран однажды: кордон Байгазан, рудеральное у жилья, 4 IX 1979, Золотухин, И. Б. Лебедева. Эфемерофит.

Setaria italica (L.) Beauv. П. Н. Крылов (1928) и А. В. Куминова (1960) для Горного Алтая вид не указывали. Приводится для Алтайского района «Флоры СССР» Цвелевым (1976). В АГЗ произрастает только как сорное в огороде: кордон Чири, 8 IX 1979, Золотухин, Лебедева. Наши растения относятся к convar. *mocharia* (Alef.) Mansf.

Setaria pachystachys (Franch. et Savat.) Matsum. Для Сибири ранее не указывался. Собран в АГЗ однажды: кордон Беле, сорное в огороде, 7 VIII 1975, Золотухин. Эфемерофит.

Avena fatua L. Собран в 1980 г. у жилья на кордоне Беле. Эфемерофит.

Avena sativa L. Культивируется в долине р. Чулышман и в других соседних с АГЗ районах. В заповедник периодически заносится и произрастает у жилья, но на следующий год выпадает. Отмечен в 1978 г. на кордоне Беле, в 1979 г. — на кордонах Байгазан и Чири.

Poa supina Schrad. Самое распространенное адвентивное растение в АГЗ, не встречающееся только на юге заповедника. Произрастает по конным тропам, старым стоянкам, пастбищам и у жилья. Способность к натурализации в естественных сообществах заповедника невысокая: отмечен только на галечниках и маральих тропах.

Secale cereale L. До 60-х годов выращивался на территории АГЗ. В настоящее время является редким заносным эфемерофитом. Собран в 1979 г. в качестве рудерального на кордоне Байгазан.

Triticum aestivum L. Ранее выращивался. Сейчас в АГЗ это редкий эфемерофит, собранный в 1981 г. на вертолетной площадке в пос. Яйлю.

Urtica urens L. Произрастает в небольшом обилии как сорное и рудеральное в пос. Яйлю. Впервые здесь собран нами в 1975 г. В 1978 г. отмечен на кордонах Байгазан и Беле, но затем здесь выпал; в 1981 г. отмечен на кордоне Кокши.

Rumex acetosella L. В начале текущего столетия вид не был распространен в пределах Горного Алтая (Крылов, 1930). Куминова (1960) уже приводит его для Северного и Центрального Алтая. Сейчас это одно из массовых растений на суходольных лугах, используемых под пастбища и сенокосы. На территории

АГЗ встречается в пос. Яйлю, на всех кордонах, а также по правому берегу р. Кыги в низовьях. Проникает на галечники оз. Телецкого.

Rumex crispus L. Крылов (1930) и Куминова (1960) для Горного Алтая не указывают. В АГЗ впервые собран автором 11 IX 1975 на пастбище в окрестностях кордона Беле. К 1981 г. вид стал довольно распространенным на сорных и рудеральных местообитаниях в пос. Яйлю и на всех кордонах (кроме Челюша).

Rumex sylvestris (Lam.) Wallr. Этот преимущественно европейский вид для Сибири не приводился (Бородина, 1979). В АГЗ впервые собран автором 24 VIII 1975 на пастбище в окрестностях пос. Яйлю (проник, по-видимому, в конце 60-х годов). В 1978 г. был отмечен на кордонах Караташ и Байгазан. В 1981 г. появился на кордоне Беле. Один из наиболее опасных для местной флоры адвентивных видов. На протяжении последних 6 лет постоянно увеличивает в АГЗ свою численность и стал массовым на пастбищах, у жилья, вдоль дорог. Проникает на галечники оз. Телецкого, а в 1978 г. собран нами в верховьях р. Клык (бассейн р. Лебедь) на звериной тропе.

Polygonum hydropiper L. Изредка встречается как сорное и рудеральное в пос. Яйлю.

Polygonum lapathifolium L. Обычное сорное и рудеральное растение в пос. Яйлю и на кордонах Караташ, Байгазан, Челюш.

Polygonum scabrum Moench. Обычен в качестве рудерального у жилья в пос. Яйлю и на кордонах Караташ, Байгазан, Беле.

Polygonum tomentosum Schrank. Обычное сорное и рудеральное растение в пос. Яйлю и его окрестностях. Изредка встречается на кордонах Байгазан и Чири. Проникает на галечники оз. Телецкого.

Reynoutria sachalinensis (Fr. Schmidt) Nakai. Дальневосточное растение. Нередко разводится и иногда дичает в европейской части СССР (Скворцов, 1973; Малышева, 1980). По устному сообщению И. А. Короткова (Институт леса и древесины СО АН СССР, Красноярск), этот вид 20 лет назад был высажен в питомнике в окрестностях пос. Яйлю (образцы получены из г. Брянска). Питомник давно ликвидирован, и его место занял лесной луг, используемый под пастбище. *R. sachalinensis* здесь сохраняется, хорошо размножается вегетативно. По нашим наблюдениям, вид имеет тенденцию к распространению и в настоящее время встречается в АГЗ на площади около 0.5 га.

Chenopodium album L. Весьма обычное сорное и рудеральное растение в Прителецкой части АГЗ. Изредка встречается по тропам и старым стоянкам в центральной части заповедника.

Spinacia oleracea L. Выращивается в огородах. Размножается самосевом, в 1981 г. нами собран в качестве сорного в посадках картофеля на кордоне Беле.

Amaranthus lividus L. Крылов (1930) и Куминова (1960) для Горного Алтая не приводят. В АГЗ впервые собран автором 20 VIII 1975 в пос. Яйлю (сорное в огороде). В последующие годы так и остался редким сорным растением в пос. Яйлю.

Silene noctiflora L. Изредка встречается как сорное в городах в пос. Яйлю и на всех кордонах (кроме Караташа).

Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl. Изредка встречается вдоль троп и на старых стоянках в центральной части АГЗ. На берегах оз. Телецкого в пределах заповедника не найден.

Armoracia rusticana Gaertn., Mey. et Scherb. Выращивался для употребления в пищу. Сейчас этот вид можно встретить в пос. Яйлю и на кордонах (Байгазан, Челюш, Беле, Чири) у заборов и в старых садах. Может десятилетиями существовать без ухода, размножается вегетативно.

Bunias orientalis L. В АГЗ собран только в 1979 г. на тропе по правому берегу р. Кыги в 3 км от устья.

Berteroa incana (L.) DC. Произрастает на пастбище в окрестностях кордона Челюш. Мало обилен.

Brassica juncea (L.) Czern. Впервые появился в АГЗ в 1981 г.: кордон Кокши, сорное в огороде.

Brassica nigra (L.) Koch. Для Сибири ранее не указывался (Крылов, 1931; Котов, 1979). В АГЗ произрастает в качестве сорного и рудерального на кордоне Караташ. Впервые здесь собран автором 30 VI 1978. Мало обилен.

Sinapis arvensis L. Редкое в АГЗ сорное и рудеральное растение: кордоны Караташ, Байгазан и Беле.

Raphanus sativus L. Выращивается. В 1980 г. встречен в качестве сорного среди других огородных культур на кордоне Чири (распространился самосевом). Относится к var. *niger* Pers. Эфемерофит.

Neslia apiculata Fisch. et Mey. Для Сибири ранее не указывался. Ближайшие местонахождения в Джунгарском Алатау (Васильева, 1961). В АГЗ несколько лет произрастал на кордоне Кокши, где собран 13 IX 1978 автором. Эфемерофит.

Capsella orientalis Klok. Растение считается эндемиком юга европейской части СССР (Котов, 1979). На Алтай занесен, по-видимому, уже давно, так как нами неоднократно собирался в бассейнах рек Чулышман и Башкаус. На территории АГЗ (в современных границах) собран в двух пунктах: бассейн р. Чульчи, р. Итыкульбажи, 6 км от устья, 1800 м над ур. м., на старой стоянке; 28 VII 1978, Золотухин, Лебедева; верхнее течение р. Чулышман, урочище Каязы, 1850 м над ур. м., на старой стоянке, 13 VIII 1979, Золотухин.

Potentilla impolita Wahlenb. Изредка встречается в пос. Яйлю как рудеральное у дорог.

Potentilla supina L. Сорный и рудеральный вид, произрастающий в пос. Яйлю и на кордонах Беле и Чири.

Medicago sativa L. Был посеян Н. П. Смирновым более 15 лет назад в окрестностях кордона Чири (семена получены из г. Бийска). Сохраняется без ухода на сенокосном лугу, хорошо возобновляясь.

Trifolium hybridum L. Встречается нередко в пос. Яйлю и на всех кордонах в качестве сорного и рудерального.

Onobrychis viciifolia Scop. Был посеян Н. П. Смирновым более 15 лет назад на остепненном склоне в окрестностях кордона Чири (семена получены из Бийска). Хорошо развивается и возобновляется без ухода. Постепенно расширяет участок своего обитания.

Erodium cicutarium (L.) L'Hér. Впервые собран на территории АГЗ в 1979 г. на кордоне Байгазан, где встречались единичные экземпляры по мусорным местам. В 1981 г. на этом кордоне вид произрастал уже в большем обилии в качестве сорного и рудерального. В 1980 г. отмечен на кордоне Беле, но на следующий год здесь выпал.

Malva crispa (L.) L. Собран только в 1977 г. как сорное в цветнике (пос. Яйлю). Эфемерофит.

Malva mochileviensis Downer. Обычное сорное и рудеральное растение в пос. Яйлю и на всех кордонах (кроме Байгазана).

Viola tricolor L. Для Горного Алтая не приводился (Крылов, 1935). Впервые собран в АГЗ 4 IX 1979 на кордоне Байгазан автором и Лебедевой. Представлен культурной крупноцветковой формой, выросшей из семян, случайно попавших с другими цветочно-декоративными растениями. Размножился самосевом и в 1981 г. встречался на этом кордоне как сорное в цветнике и рудеральное у жилья.

Anethum graveolens L. Выращивается. Размножаясь самосевом, часто встречается в качестве сорного среди других огородных культур.

Calystegia sepium (L.) R. Br. Изредка встречается в окрестностях пос. Яйлю как рудеральное на сенокосных лугах, растительных остатках, в садах.

Echium vulgare L. Сорное и рудеральное растение в огородах и на пастбищах в пос. Яйлю, на кордонах Челюш, Беле и Чири.

Borago officinalis L. Более 10 лет назад был посеян в огороде на кордоне Челюш. Размножился самосевом и встречается как рудеральное во дворе и вдоль заборов.

Cynoglossum officinale L. Произрастает на пастбищах и сенокосах в окрестностях кордона Беле.

Galeopsis bifida Boenn. Весьма распространенный сорный и рудеральный вид в Прителецкой части АГЗ. По тропам занесен в центральную часть заповедника.

Solanum tuberosum L. Выращивается в пос. Яйлю и на всех кордонах. Иногда встречается на свалках и в мусорных местах.

Physalis ixocarpa Brot. ex Hornem. Для Сибири не указывался (Пояркова, 1955). В АГЗ впервые собран 9 IX 1979 на кордоне Чири автором и Лебедевой. Произрастал как сорное в огороде. Семена были случайно занесены с Украины в этом же году с семенами томатов. Представлен формой, не имеющей интереса как пищевое растение. Предполагалось, что вид окажется в наших условиях эфемерофитом, но он размножился самосевом и встречался на кордоне Чири в 1980 и 1981 гг.

Plantago lanceolata L. В АГЗ впервые собран в 1981 г. на Яйлинской террасе как рудеральное у дороги и на сенокосном лугу.

Knautia arvensis (L.) Coult. Рудеральное во дворе на кордоне Чири.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray. Северо-американский вид, нередко культивируемый в качестве декоративного. Легко дичает и отмечен уже для многих областей европейской части СССР (Васильченко, 1957; Гусев, 1977а, б; Цвелев, 1979, и др.). для Южного Казахстана (Камелин, 1971), г. Владивостока (Васильченко, 1957). Для Сибири не приводится. На территории АГЗ изредка выращивается в пос. Яйлю и на кордонах. В 1980 г. (8 VIII и 6 IX) собран автором и И. Б. Золотухиной на кордоне Беле. Несколько экземпляров произрастало у заборов и в мусорных местах. Здесь же отмечен и в 1981 г.

Erigeron canadensis L. Встречается только на кордоне Чири (сорное в огороде).

Helianthus annuus L. Изредка выращивается. В 1980 г. отмечен в мусорном месте на кордоне Беле. Эфемерофит.

Matricaria perforata Merát. В 1979—1980 гг. произрастал во дворах на кордоне Челюш. В 1981 г. не обнаружен.

Pyrethrum carneum Bieb. Кавказский вид, изредка культивируемый. Для Сибири не приводится. Собран на сенокосном лугу в пределах Яйлинской террасы 2 VIII 1980 Л. В. Мариной и Ю. Ф. Мариным. В конце июня 1981 г. это местонахождение обследовано нами. На площади в 0.2 га выявлено более 40 цветущих и вегетирующих экземпляров. По-видимому, растение было высажено много лет назад как инсектицидное или декоративное.

Artemisia absinthium L. В АГЗ отмечен на кордоне Беле в 1980 г. Произрастает у жилья.

Calendula officinalis L. Культивируемое декоративное и лекарственное растение. Размножается самосевом и отмечен нами как сорное в огородах: кордон Байгазан и кордон Беле (1981 г.), кордон Чири (1980—1981 гг.).

Arctium tomentosum Mill. Обычное сорное и рудеральное растение в пос. Яйлю и на всех кордонах. Встречается также вдоль троп на туристской стоянке Большой Корбу и в низовьях р. Кыги.

Cirsium vulgare (Savi) Ten. Произрастает на пастбищах (реже у жилья) в пос. Яйлю и на кордоне Караташ.

Sonchus arvensis L. Изредка встречается как сорное в садах и огородах в пос. Яйлю.

Sonchus asper (L.) Hill. Активный огородный сорняк, произрастающий в пос. Яйлю и на всех кордонах. Реже встречается в рудеральных местообитаниях.

Lactuca sativa L. Культивируется. Размножается самосевом и в 1981 г. отмечен как сорное среди других огородных культур на кордоне Беле.

Кроме перечисленных выше видов, есть гербарные образцы, которые Т. Е. Теплякова определяет как *Juncus minutulus* V. Krecz. et Gontsch., но это название следует отнести к синонимам *Juncus bufonius* L., по-видимому, имеющему в заповеднике естественную экологическую нишу. В пос. Яйлю интродуцирован и дичает *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. Этот вид встречается как дикорастущий в долине Чулышмана (возможно, и на заповедных участках этой долины, еще недостаточно полно обследованных).

Таким образом, на территории АГЗ выявлены 88 заносных видов сосудистых растений. Многие адвентивные растения являются эфемерофитами и пока не представляют большой опасности для естественной флоры заповедника, но некоторые виды, занесенные из отдаленных районов, проявляют тенденцию к расселению и натурализации. Для исключения проникновения чуждых эле-

ментов во флору заповедника необходимо установить границы по естественным рубежам, перенести поселки и кордоны за его пределы, исключить хозяйственную деятельность, закрыть доступ туристам.

ЛИТЕРАТУРА

Б о р о д и н а А. Е. (1979). О видах рода *Rumex* L. европейской части СССР. 3. Subgen. *Rumex*. Нов. сист. высш. раст., 16. — В а с и л ь е в а А. Н. (1961). Сем Крестоцветные. В кн.: Флора Казахстана, 4. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1957). Сем. Тыквенные. В кн.: Флора СССР, 24. М.; Л., Изд. АН СССР. — Г у с е в Ю. Д. (1977а). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Г у с е в Ю. Д. (1977б). О появлении новых растений в Ярославской и Костромской областях. Нов. сист. высш. раст., 14. — К а м е л и н Р. В. (1971). К познанию адвентивной флоры Средней Азии и Южного Казахстана. Нов. сист. высш. раст., 8. — К о т о в М. И. (1979). Сем. *Brassicaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — К р ы л о в П. Н. (1928, 1930, 1931, 1935). Флора западной Сибири, 2, 4, 6, 8. Томск, Изд. Томск. унив. — К у м и н о в а А. В. (1960). Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — М а л ы ш е в а В. Г. (1980). Новые данные по адвентивной флоре Калининской области. Бот. ж., 65, 1. — П о я р к о в а А. И. (1955). Род Физалис. В кн.: Флора СССР, 22. М.; Л., Изд. АН СССР. — С е р г и е в с к а я Л. П. (1960). *Juncaceae*. В кн.: Флора Западной Сибири, 12, 1. Томск, Изд. Томск. унив. — С к в о р ц о в А. К. (1973). Новые данные по адвентивной флоре Московской области. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 87. — Х о м у т о в а М. С., М. В. З о л о т о в с к и й, А. Н. Г о н ч а р о в а. (1938). Список растений Алтайского государственного заповедника. Тр. Алт. гос. заповедника, 2. — Ц в е л е в Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Ц в е л е в Н. Н. (1979). О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 8. — Ч е р е п а н о в С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука.

Алтайский государственный заповедник,
пос. Яйлю.

Получено 15 IV 1982.

УДК 631.175 : 252.33 (517.3)

**Н. Н. Слемнев, Д. Болд, Т. И. Казанцева,
И. Т. Федорова, Г. Н. Якунин**

ОПЫТ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ПАСТБИЩ ОСТЕПНЕННЫХ ПУСТЫНЬ В ЗААЛТАЙСКОЙ ГОБИ (МНР)

N. N. SLEMNEV, D. BOLD, T. I. KAZANTSEVA, I. T. FEDOROVA, G. N. JYAKUNIN. EXPERIMENTAL RAISING OF PASTURES PRODUCTIVITY OF SEMI DESERTS (DESERTS WITH GRASSES) IN THE TRANSALTAI GOBI (MONGOLIAN PEOPLE REPUBLIC)

Обосновывается возможность повышения продуктивности пастбищ в остепненных пустынях Заалтайской Гоби (МНР) посредством полива. Изложены первые результаты проведенного эксперимента.

В Заалтайской Гоби остепненные пустыни (или пустыни со злаками) занимают незначительные пространства (Рачковская, Волкова, 1977). Они тянутся по южным предгорьям Монгольского Алтая узкой полосой в 15—20 км на высотах от 1500 до 1800 м над ур. м. В восточной части Заалтайской Гоби по пологонаклонному бэлю хр. Шине-Джинст эта полоса расширяется до 30 км (Федорова, 1980). Однако произрастающие на этих площадях различные сообщества баглуровой формации, несмотря на их низкую урожайность, ценны в хозяйственном отношении, представляя собой среднего достоинства летне-осенние пастбища (Цаценкин, Юнатов, 1951). Поскольку баглурники имеют довольно широкое распространение и в северной части пустынной Гобийской провинции (Рачковская, Волкова, 1977), систематическое изучение подобного типа пустынь в целях повышения их продуктивности имеет большое значение. Такие исследования проводятся на пустынном стационаре (оазис Эхийн-Гол) Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции в пределах средней части бэля хр. Шине-Джинст.

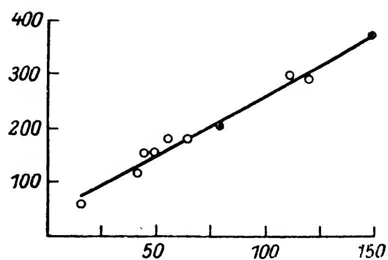


Рис. 1. Зависимость урожая надземной фитомассы растений холоднополынно-змеевково-ковылькового сообщества от суммы осадков за апрель—июль. Булган-сомон, 1970—1978 гг.

По оси ординат — фитомасса, кг/га, возд.-сух. вес; *по оси абсцисс* — осадки, мм (черные точки — фитомасса на контрольном и поливном участках в 1976 г.).

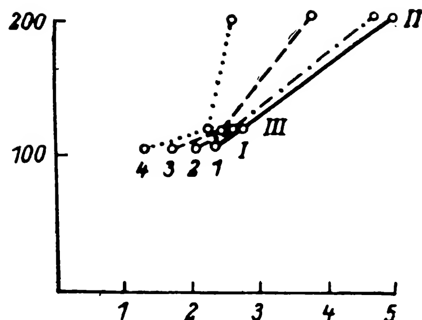


Рис. 2. Зависимость запаса зеленой фитомассы *Anabasis brevifolia* на межсайровом водоразделе от средней сезонной влажности почвы на разной глубине.

По оси ординат — фитомасса, кг/га, возд.-сух. вес; *по оси абсцисс* — влажность почвы, %. *I*, *II*, *III* — 1978, 1979, 1980 гг. Глубина, см: *1* — 0—30, *2* — 0—50, *3* — 0—100, *4* — 50—100.

Постановка вопроса об увеличении продуктивности пастбищных угодий остепненных пустынь обусловлена их низкой урожайностью,[1] а также закономерностями сезонной и погодичной динамики накопления растительной массы, связанными с особенностями континентального климата гобийской территории Монголии. Эти особенности касаются преимущественно распределения осадков по годам и сезонам года. Так, например, в Даланзадгаде (центр Южно-Гобийского аймака), находящемся на одной широте с пьедесталом гор Шине-Джинст, за последние 40—50 лет годовая сумма осадков колебалась от 50 до 250 мм, причем засушливых лет явно было больше, потому что средняя многолетняя норма осадков ближе к 100 мм[2].

Яркая иллюстрация зависимости запаса надземной фитомассы от количества выпадающих осадков представлена на рис. 1. Продуктивность растений холоднополынно-змеевково-ковылькового сообщества возрастает пропорционально сумме осадков за благоприятный для вегетации период. Такая зависимость означает, что при указанном выше диапазоне осадков (50—250 мм)[3] урожайность данного типа пастбища может различаться по годам в 6—7 и более раз. Ее линейность свидетельствует об имеющихся потенциальных возможностях накопления фитомассы пустынно-степными растениями при дальнейшем увеличении количества осадков. Приведенный пример наглядно показывает высокую эффективность дополнительного внесения влаги в почву, особенно в крайне засушливые годы. Подтверждением этому может служить и опыт с поливом, проведенный в 1976 г. (рис. 1; Слемнев, 1978).

В надземной фитомассе пустынно-степного фитоценоза доминируют дерновинные травянистые растения, основная масса корней которых (70.5%) сосредоточена в верхнем горизонте (0—30 см) почвенного профиля (Даважамц, 1974), поэтому вполне естественна столь тесная связь надземной массы этих растений

[1] Почти все основные типы пастбищ Монголии имеют низкую хозяйственную продуктивность (Юнатов, 1950).

[2] Здесь и далее мы будем проводить аналогию между остепненными пустынями Заалтайской Гоби и пустынной степью Северной Гоби. Она кажется нам справедливой по следующим соображениям. Прежде всего Е. М. Лавренко, А. Н. Прозоровский, а вслед за ними и А. А. Юнатов считают нецелесообразным придавать таксономическое значение промежуточным типам фитоценозов между настоящими степями и пустынями (Юнатов, 1974 : 26). Пустынная степь в районе работ пустынно-степного стационара (Булган-сомон, Южно-Гобийского аймака) располагается в подзоне остепненных пустынь как высотный пояс хр. Гурван-Сайхан (Лавренко, 1980). Кроме того, климатические особенности пустынной степи ближе климату подгорной равнины хр. Шине-Джинст, нежели климат района Номгон сомона, экстраполированный для остепненных пустынь Заалтайской Гоби (Береснева, Рачковская, 1978). И, наконец, основные эдификаторы пустынной степи являются соэдификаторами остепненных пустынь, о жизнедеятельности которых на пустынно-степном стационаре собраны достаточно полные сведения на фоне хорошо изученного климата.

[3] Осадки за апрель—июль составляют от годовой суммы в среднем 57%.

с осадками, которые промачивают только поверхностные слои почвы. У баглура, доминирующего в сообществах остепненных пустынь Заалтайской Гоби и относящегося к настоящим полукустарничкам, корни проникают в почву на глубину 120—140 см. Кроме того, сообществам баглуровой формации свойственна сомкнутость растений в подземной части, поэтому не исключена возможность конкуренции за влагу с дерновинными многолетниками. В связи с этим возникает вопрос, способен ли баглур так же четко реагировать на выпадающие осадки и на дополнительное увлажнение почвы, как травянистые многолетники?

Поскольку данные об осадках в остепненных пустынях Заалтайской Гоби и близлежащих районах отсутствуют, ответ на поставленный вопрос можно получить, сопоставив максимальное количество надземной фитомассы баглура по годам со средней сезонной влажностью почвы на разной глубине (рис. 2). Из рисунка видно, что запас зеленой фитомассы баглура наиболее тесно коррелирует (связь линейная) с влажностью почвы в горизонте 0—30 см. Очевидно, влагу в этих горизонтах и следует считать определяющей для нормальной жизнедеятельности данного растения.

Вторая особенность климата Гоби заключается в своеобразии сезонного распределения осадков. Максимум их приходится на летний период и, как правило, на вторую половину лета. Только за июнь—август выпадает около 60% годовой суммы. Однако эффективность летних осадков не очень высока, так как, во-первых, они носят ливневый характер и, во-вторых, в значительной мере испаряются, поскольку приурочены к наиболее жарким месяцам. Гобийская же весна в любые по увлажнению годы отличается исключительной сухостью, поэтому бо́льшую часть весенне-раннелетнего периода, благоприятного по термическому режиму, растения не могут использовать из-за острого дефицита влаги в почве, а позднелетняя вегетация лимитируется недостатком положительных температур и возможными ранними заморозками. Эти факторы не только сокращают продолжительность вегетационного периода, а следовательно, длительность использования зеленых пастбищ, но также способствуют снижению их урожайности. Потери потенциального урожая зеленой массы особенно значительны, если принять во внимание хорошую отавность многих растений (Казанцева, 1980).

Учитывая специфичность монгольской весны, т. е. насбалансированность между теплом и влагой, а также высокую эффективность для трав и баглура влаги поверхностных горизонтов почвы, в 1980 г. на одном из участков полосы остепненных пустынь в Заалтайской Гоби мы произвели полив. При этом исходили из того, что если в засушливый период пополнить поливом даже небольшими нормами запасы влаги в почве до величин, доступных для растений, то можно инициировать начало вегетации, удлинить ее срок и повысить продуктивность сообщества.

Объектом для исследования послужила заповедная площадь на северном ключевом участке пустынного стационара, представляющем собой ковыльково-луково-баглуровую пустыню (Рачковская, Гунин, 1980). Опытная трансекта размером 1.5×20 м была заложена с таким расчетом, чтобы охватить основные формы мезорельефа — водораздельные довольно плоские пространства (плакоры) и чередующиеся с ними понижения (ложбины, потяжины), на долю которых приходится свыше 30% территории участка.

На плакорах в пределах выбранной трансекты доминирует баглур *Anabasis brevifolia* C. A. Mey (cop.), значительна роль *Stipa glareosa* P. Smirn. (sp.), единичное участие в строении травостоя принимает *Artemisia caespitosa* Ledeb. В неглубоком вытянутом по уклону местности понижении доминирующая роль также принадлежит баглуру, содоминантами являются *Stipa glareosa*, *Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel, единичное участие *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi, *Artemisia pectinata* Pall., *Ptilotrichum canescens* C. A. Mey. и некоторых других видов.

В первый полив 24 VI 1980 на обвалованную делянку было подано дождеванием около 600 л воды, т. е. поливная норма составила 200 м³/га, что равноценно 20 мм осадков.

В ходе вегетации на выпасаемом, заповедном и поливном участках регистрировали влажность почвы, осуществляли наблюдения за фенологическим состо-

янием доминирующих видов и динамикой роста побегов, учитывали ход нарастания надземной фитомассы всех растений.

Полив был произведен в несколько приемов в один вечер, и все же наблюдался незначительный поверхностный сток с водораздельных участков в понижение. Перераспределение поливной воды определялось рельефом местности и различной впитывающей способностью почв. Коэффициент впитывания почвы на плакорах в среднем в первый час составил около 34.5, в то время как в понижении — 141.7 мм/ч. В результате неодинакового количества поступившей воды и разной водоудерживающей способности на плакорах почва была промочена на 16—17, а в понижении — до 25—30 см. Как видно из табл. 1, влажность почв до полива была очень низкой и в верхнем 30-сантиметровом слое на плакорах варьировала от 1.2 до 3.1, а в понижении — от 0.2 до 1.6%, т. е. содержавшаяся влага была близка к максимальной гигроскопической. Столь низкое содержание воды не могло обеспечить нормального развития растений, а лишь поддерживало их на грани существования. После полива увлажнение почвы существенно изменилось. На плакоре содержание воды в промоченном слое увеличилось до 4.9—7.5, а в понижении — до 5.3—12.5% (табл. 2). Большая часть этой влаги является уже доступной для растений.

ТАБЛИЦА 1

Влажность почв (проценты) на контрольном (заповедном) участке

Глубина, см	Водораздел		Понижение	
	25 VI 1980	14 VII 1980	25 VI 1980	14 VII 1980
0—5	1.2	1.0	0.2	0.3
5—10	2.0	3.4	0.3	2.8
10—20	2.1	2.7	0.7	2.6
20—30	3.1	2.9	1.6	1.6

ТАБЛИЦА 2

Влажность почв (проценты) на поливном участке

Глубина, см	Водораздел				Понижение		
	25 VI (полив)	5 VII	5 VII (полив)	15 VII	25 VI (полив)	5 VII (полив)	15 VII
0—5	7.5	4.6	7.0	2.7	7.9	12.1	3.0
5—10	6.5	3.0	5.7	5.5	12.5	11.7	10.2
10—15	4.9	3.1	3.9	3.3	9.8	9.4	6.9
15—20	—	3.0	—	—	8.3	6.7	6.5
20—25	—	—	—	—	5.3	—	—

Через 10 сут после полива значительное количество влаги из почвы на плакоре было израсходовано на испарение и транспирацию, но все же той степени иссушения, которая наблюдалась до полива, почва не достигла. Для того чтобы поддержать влажность почвы еще на некоторый период (по глазомерной оценке, реакция баглура на полив не обнаруживалась), был проведен дополнительный полив 5 июля нормой около 100 м^3/га. В результате этого полива почва на плакоре была промочена на глубину 10—12, а в понижении — до 20 см. Влажность почвы соответственно повысилась до 3.9—7.0 и 6.7—12.1%. С первой половины июля начали выпадать слабые дожди, которые незначительно увеличили содержание влаги в поверхностных горизонтах (табл. 1). Тем не менее влажность в верхнем слое почвенного профиля на поливном участке оставалась намного выше, чем на контрольном.

Уже через три дня после полива средняя длина побегов *Allium polyrhizum* в ложбине составила 4.5 см, т. е. растения этого вида, основная масса корней

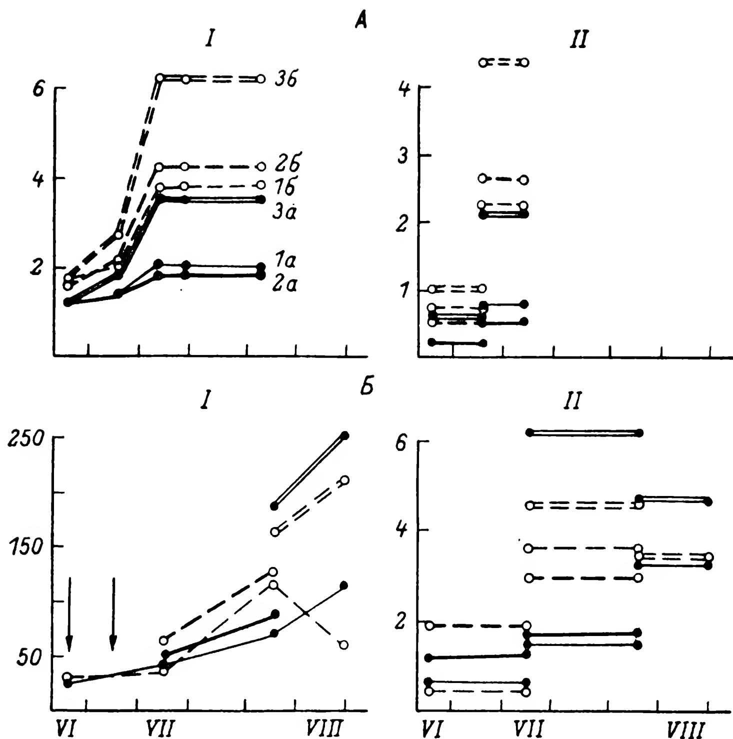


Рис. 3. Динамика роста и продуктивности *Anabasis brevifolia*.

По оси ординат А — : *I* — средняя длина ростовых побегов, см; *II* — средний суточный прирост побегов в длину за периоды наблюдений, мм/сут; *Б*: *I* — запас зеленой фитомассы, кг/га, возд.-сух. вес; *II* — средний суточный прирост зеленой фитомассы за периоды наблюдений (кг/га·сут, возд.-сух. вес). *По оси абсцисс* — месяцы.
1 — выпасаемый участок, *2* — заповедный участок, *3* — поливной участок; *а* — межсайровый водораздел (плакор), *б* — ложбина. *Стрелками* показаны сроки полива.

которых сосредоточена в горизонте 30—35 см (на эту глубину были промочены почвогрунты в ложбине), сразу же отреагировали на полученную влагу. На остальных участках лук все еще находился в состоянии покоя. Баглур отозвался на дополнительное увлажнение несколько позже, поскольку в снабжении растений водой, кроме поверхностных горизонтальных корней, значительная роль принадлежит его вертикальным корням, использующим влагу более глубоких горизонтов почвы с низкой влажностью. Судя по длине побегов, измеренной 14 июля, дополнительная влага благоприятно повлияла на их рост. На водораздельных участках длина побегов баглура была примерно в 2 раза выше при поливе, в ложбине — в 1.5 раза (рис. 3, *А*). При этом количество члеников у побегов баглура на поливном и контрольном участках оставалось в среднем постоянным, длина побегов увеличилась за счет вытягивания члеников. Кроме того, членики были более сочными.

Дополнительное увлажнение на поливном участке сделало более растянутыми фенофазы, особенно у растений в ложбинах, что вполне закономерно — при недостатке влаги у растений сокращается период перехода к бутонизации, цветению, плодоношению.

Ярче всего эффект полива проявился в условиях водораздельных пространств, где растения обычно испытывают более острый дефицит влаги и где основным источником водоснабжения являются атмосферные осадки. Это показывают наблюдения за динамикой линейного прироста и накопления фитомассы у баглура (рис. 3, *А*, *Б*). На поливном участке урожайность надземной массы увеличилась по сравнению с заповедным на плакоре в 2, а в ложбине — в 1.6 раза.

По первым результатам опыта довольно трудно дать заключение о влиянии полива на жизнедеятельность растений в остепненных пустынях Заалтайской Гоби. На фоне вариаций норм и сроков полива необходим более глубокий анализ

реакции растений на физиологическом уровне в целях выявления закономерностей формирования первичной биологической продуктивности. Кроме того, очень важно всестороннее изучить влияние орошения на солевой режим почв, правильно рассчитать норму, периодичность полива и т. д. Все эти вопросы мы попытаемся разрешить при продолжении опытов.

ЛИТЕРАТУРА

Береснева И. А., Рачковская Е. И. (1978). К вопросу о факторах зональности в южной части МНР. Проблемы освоения пустынь, 1. — Даважамц Ц. (1974). К изучению массы корней пустынно-степных сообществ МНР. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Казанцева Т. И. (1980). Продуктивность и динамика надземной фитомассы пустынь. Проблемы освоения пустынь, 2. — Лавренко Е. М. (1980). Введение. О положении Булган-сомона в системе ботанико-географического районирования Монголии. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР, 1. Природные условия (Булган-сомон). Л., Наука. — Рачковская Е. И., Волкова Е. А. (1977). Растительность Заалтайской Гоби. В кн.: Растительный и животный мир Монголии. Л., Наука. — Рачковская Е. И., Гунин П. Д. (1980). Комплексные стационарные исследования в Заалтайской Гоби. Проблемы освоения пустынь, 2. — Слемнев Н. Н. (1978). Влияние полива на растения пустынно-степной зоны МНР. В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М., Наука. — Федорова И. Т. (1980). Растительность восточной части Заалтайской Гоби. Проблемы освоения пустынь, 2. — Цаценкин И. А., Юнатов А. А. (1951). Естественные кормовые ресурсы МНР. Восточная часть Гоби. Тр. Монг. комис., 40. М., Изд. АН СССР. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис., 39. М.; Л., Изд. АН СССР. — Юнатов А. А. (1974). Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор,
Институт почвоведения АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 14 VI 1982.

УДК 576.3 : 005 : 582.89

Т. С. Ростовцева

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *BUPLEURUM* (*APIACEAE*)

T. S. ROSTOVTSEVA. CARYOLOGICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *BUPLEURUM (APIACEAE)*

Изучены 9 видов рода *Bupleurum*. Определены числа хромосом у *B. rotundifolium*[1] из Армении, *B. aureum*, *B. multinerve*, *B. triradiatum*, *B. scorzonerifolium*, *B. bicaule*, *B. pusillum*, *B. martjanovii* из различных местообитаний Новосибирской обл., Алтая, Хакасии и Тувы, а также у *B. fruticosum* из Крыма и Таджикистана. Для *B. aureum*, *B. multinerve* и *B. bicaule* даны рисунки матафазных пластинок. У *B. bicaule* обнаружены хромосомные расы и B-хромосомы.

Род *Bupleurum* L. — древний, сложный в сем. зонтичных, представители которого имеют цельные листья (Линчевский, 1950). К нему относится не менее 150 видов, распространенных преимущественно в умеренной и субтропической зонах северного полушария. Наибольшее число видов известно из области Средиземноморья. На территории СССР произрастают 56 видов. Система этого рода наиболее полно была разработана Б. М. Козо-Полянским (1915) и И. А. Линчевским (1950).

---

[1] Названия растений даны по „Флоре СССР", т. 16 (1950) с учетом «Свода дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» (1973) и «Сосудистых растений СССР» (1981) С. К. Черепанова.

Числа хромосом некоторых видов рода *Bupleurum*

Вид	Число хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
Bupleurum rotundifolium L.		16	Армянская ССР, Араратский р-н
B. aureum Fisch.	8		Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окр. с. Чемал, северный склон оврага
	8		Там же, окр. с. Шебалино, юго-восточный склон горы
	8		Там же, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, Курайский хребет, южный склон, 2500 м над ур. м.
		16	Новосибирская обл., окр. Академгородка, лес
	8		Хакасская авт. обл., дорога от Абазы на Кызыл-Манжерок, 16-й км от Абазы, каменистый склон
	8		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, долина р. Сыстыг-Хем ниже устья р. Айны, 900 м над ур. м.
B. multinerve DC.	7		Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окр. с. Чемал, склон горы
		14	Там же, окр. с. Шебалино, 1210 м над ур. м.
	7		Там же, юго-восточный склон горы
	7		Там же, Онгудайский р-н, окр. с. Онгудай, склон горы
	7		Там же, долина р. Чуи, 418 км, окрестности известкового карьера
	7		Там же, Улаганский р-н, дорога на Усть-Улаган, 12-й км, 1800 м над ур. м.
	7		Там же, Кош-Агачский р-н, отроги Курайского хребта
	7		Там же, окр. с. Курай, южный склон горы, 2100 м над ур. м.
	7		Там же, Курайский хребет, южный склон, 2500 м над ур. м.
		14	Там же, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокорю
		14	Там же, Курайский хребет
	7		Там же. Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокорю
	7		Тувинская АССР, Барун-Хемчикский р-н, р. Алды-Соор, 2000 м над ур. м.
		14	Там же, Дзун-Хемчикский р-н, хр. Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, разнотравный луг
	7		Там же, Тандинский р-н, окр. с. Балгазын, в бору
	7		Там же, Тес-Хемский р-н, окр. с. Самагалтай
	7		Там же, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, лес в старой пойме р. Сыстыг-Хем, вдоль дороги
	7		Там же, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан, злаково-осоковая степь по южному склону горы
	7		Хакасская авт. обл., окр. с. Иджим
B. triradiatum Adams ex Hoffm.	8		Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, Западный Саян, истоки р. Алды-Ишкин
B. scorzonerifolium Willd.	6		Там же, окр. г. Чадана
	6		Там же, Тандинский р-н, окр. с. Балгазына, в бору
	6		Там же, Тоджинский р-н, окр. г. Кызыла,
	6		Там же, Улуг-Хемский р-н, правый приток р. Сенек
		12	Хакасская авт. обл., в 87 км от г. Абакана
B. bicaule Helm	6		Горно-Алтайская авт. обл., окр. с. Кокорю
	6		Там же, Кош-Агачский р-н, отроги Курайского хребта

Вид	Число хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
B. bicaule Helm		12	Там же, 1400 м над ур. м.
		12	Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, долина р. Моген-Бурен
	11		Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, берег р. Чуи
	11		Там же, слияние рек Чуи и Катуни
		22	Там же, окр. с. Купчегень
		22	Там же, 204-й км по дороге от Таштыпа на Курай
		22	Там же, Чикетаманский перевал
		22	Там же
		22 + 2B	Там же
	18		Там же, Усть-Канский р-н, окр. с. Ябоган
		36	Там же
	11		Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан
	14		Там же, Эрзинский р-н, в 60 км от с. Нарын, 1300 м над ур. м.
	18		Там же, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыракан
	14 + 1B		Хакасская авт. обл., Ширинский р-н, берег оз. Ит-Куль
B. pusillum Kryl.		12	Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, гора Сукор
B. martjanovii Kryl.	8		Хакасская авт. обл., бассейн р. Джой
B. fruticosum L.		14	Крым, Кастрополь, парк Жуковка
		14	Ботанический сад Института ботаники АН ТаджССР, Душанбе

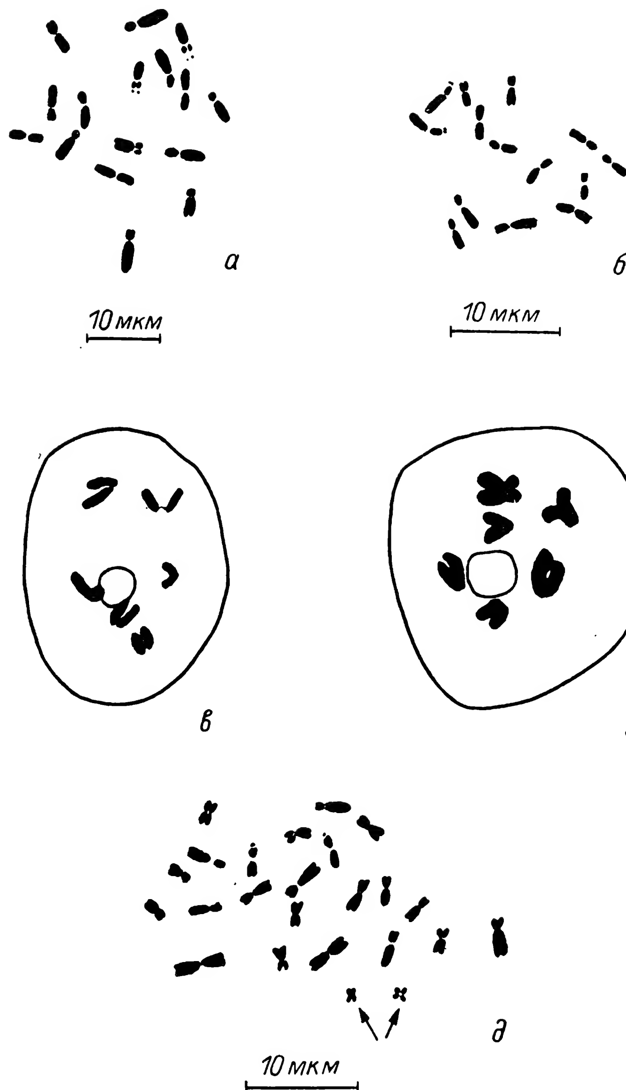
Мы изучали виды *B. rotundifolium*, *B. aureum*, *B. multinerve*, *B. triradiatum* *B. scorzonerifolium*, *B. bicaule*, *B. pusillum* и *B. martjanovii*.

Бутоны фиксировали в смеси уксусной кислоты и спирта (96% спирт, ледяная уксусная кислота, 3 : 1) в течение 24 ч, затем их дважды промывали и хранили в 80% спирте. Подсчет гаплоидных чисел хромосом проводили на давленых препаратах пыльников, окрашенных ацетокармином. Семена проращивали в чашках Петри с песком. Перед фиксацией корни проростков обрабатывали 0.002 M раствором 8-оксихинолина в течение 4 ч, фиксировали в смеси уксусной кислоты и спирта, окрашивали в 2% растворе ацетоорсеина и раздавливали в капле 45% уксусной кислоты. Числа хромосом подсчитывали у 5—12 растений каждого вида. Измерения метафазных хромосом в клетках кончиков корней проводили на одной пластинке. Хромосомы зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4 и измеряли окуляр-микрометром. Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» даны в сокращении: ХЧЦР, 1969.

Bupleurum rotundifolium относится к секции Laevia (Briq.) K-Pol. Распространен в европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии. Растет на полях, залежах, в населенных пунктах (как сорное). Число хромосом 2n=16 (ХЧЦР, 1969), что подтверждается нашими определениями (см. таблицу).

Bupleurum aureum входит в состав секции *Eubupleurotypus* K.-Pol. Это наиболее древний вид секции (Линчевский, 1950). В современной флоре *B. aureum* является мезофитом, растет в хвойных, смешанных и лиственных лесах, в горах поднимается до альпийских лугов, имеет дизъюнктивный евразийский ареал (Тимохина, 1963). Вид очень полиморфный, с широкими цельными листьями.

Мы изучали числа хромосом. *B. aureum* у растений из Горно-Алтайской автономной области, Новосибирской обл., Хакасской автономной области и Тувинской АССР. Несмотря на большой полиморфизм по морфологическим призна-



Метафазные пластинки (*а*, *б*, *д*) и материнские клетки пыльцы (*в*, *г*, мейоз, диакинез).

а — *Bupleurum aureum*, 2n=16; *б* — *B. multinerve*, 2n=14; *в* — *B. scorzonerifolium*, n=6; *г* — *B. bicaule*, n=6; *д* — *B. bicaule*, 2n=22+2B (две B-хромосомы показаны *стрелками*).

кам, число хромосом у этого вида во всех местообитаниях было одинаковым — n=8 и 2n=16. Хромосомы небольшие — 2.0—4.4 мкм (см. рисунок, *а*).

Bupleurum multinerve также входит в секцию *Eubupleurotypus*. Вид имеет евразийский дизъюнктивный ареал. Он широко распространен на Алтае, в Восточной Сибири, Монголии и оторван от основной части ареала (Урал, Воронежская и Липецкая области). Растет на сухих, чаще остепненных лугах, встречается на альпийских лугах в горной тундре, в каменистых степях. Вид очень полиморфный, обладает широкой экологической амплитудой, содержит ряд мелких форм. Пыльцевые зерна округло-ромбовидные, у растений из Горно-Алтайской автономной области (окр. с. Онгудай) полярный диаметр 15, экваториальный — 12 мкм.

Мы изучали числа хромосом *B. multinerve* из многих местообитаний Алтая и Тувы. Число хромосом везде было одинаковым — n=7 и 2n=14. Хромосомы небольшие — 2.0—3.4 мкм (см. рисунок, *б*).

Bupleurum triradiatum входит в ту же секцию, что и два предыдущих вида. Это высокогорный вид, растет на лугах, каменистых склонах и скалах в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Для образцов с Колымского

нагорья указывается число хромосом $2n=16$. На Дальнем Востоке (Амурская обл., Хабаровский край и окр. г. Магадана) определено $2n=12$ (Гурзенков, Горовой, 1971). Для Восточного Саяна указывается $2n=16$ (Крогулевич, 1976). Такое же число определено нами для растений из Тувы (Ростовцева, 1976).

Bupleurum scorzonerifolium также входит в секцию *Eubupleurotypus*. Распространен в Западной и Восточной Сибири, а также на Дальнем Востоке. Встречается по сухим лугам, в кустарниках, по опушкам и полянам сосновых лесов. Типичный ксерофит. Мы изучали образцы из Хакасии и Тувы. Число хромосом — $n=6$ и $2n=12$ (см. рисунок, *в*). По литературным данным, число хромосом у этого вида на Дальнем Востоке $2n=12$ и $2n=16$ (Гурзенков, Горовой, 1971).

Bupleurum bicaule также входит в секцию *Eubupleurotypus*. Растет на юге Западной и Восточной Сибири на каменистых и щебнистых склонах, в пустынно-степных долинах рек, на скалах. Является типичных ксерофитом. Пыльца округло-ромбовидной формы.

Изучали числа хромосом растений *B. bicaule* из Горно-Алтайской автономной области, Хакасской автономной области и Тувинской АССР. Мы обнаружили хромосомные расы этого вида (Ростовцева, 1976). Так, на юго-востоке Алтая число хромосом $n=6$ и $2n=12$ (см. рисунок, *г*). У растений этой расы полярный диаметр пыльцы был 19.5, экваториальный — 17.5 мкм. На северо-западе, у слияния рек Чуи и Катуни и у Чикетаманского перевала, обнаружена хромосомная раса $n=11$ и $2n=22$. Полярный диаметр пыльцы был равен 19.30, экваториальный — 16.34 мкм. Пыльцевые зерна у этой хромосомной расы несколько у́же в области экваториального диаметра, чем у растений с $n=6$ и $2n=12$. У некоторых образцов, собранных на Чикетаманском перевале, найдены В-хромосомы величиной 1 мкм (см. рисунок, *д*). В-хромосомы встречались также у растений из Хакасии — $n=14+1B$. На северо-западе у Ябоганского перевала, обнаружена новая хромосомная раса — $n=18$ и $2n=36$. Хромосомные расы этого вида найдены на изолированных друг от друга территориях.

В Тувинской АССР также имеются хромосомные расы $n=11$, 14, 18. Растения с $2n=12$ были обнаружены в Туве в Монгун-Тайгинском р-не, прилегающем к юго-восточному Алтаю, где ранее найдена хромосомная раса $2n=12$. Очевидно, растения с $2n=12$ мигрировали в Туву с юго-восточного Алтая.

Таким образом, как на Алтае так и в Туве у *B. bicaule* имеются хромосомные расы. На Алтае — $n=6$, 11, 18, а в Туве — $n=11$, 14, 18 и $2n=12$. В-хромосомы обнаружены у растений с Алтая и из Хакасии. Наличие хромосомных рас, по-видимому, свидетельствует об относительной молодости *B. bicaule*.

Bupleurum pusillum. Козо-Полянский (1915) считал этот вид разновидностью *B. bicaule*. Морфологически эти виды сходны, число хромосом у *B. pusillum* $2n=12$, т. е. такое же, как у произрастающей в той же местности юго-восточной алтайской хромосомной расы *B. bicaule*.

Bupleurum fruticosum — вечнозеленый кустарник. Интродуцирован в качестве декоративного растения в садах и парках на Южном берегу Крыма. Для этого вида указывается $2n=14$ (ХЧЦР, 1969; Gauwet, 1978). Наши данные подтверждают это число.

Bupleurum martjanovii. Этот редкий, высокогорный вид растет на каменистых склонах и скалах Западного Саяна и Алтая. Гаплоидное число хромосом $n=18$, что подтверждает имеющиеся данные (Малахова, 1971).

Благодарю М. И. Красноборова и С. А. Красникову за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. (1971). Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 12. — Козо-Полянский Б. М (1915). Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. Тр. Петерб. бот. сада, 30. — Крогулевич Р. Е. (1976). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3. — Линчевский И. А. (1950). Род Володушка — *Bupleurum* L. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1 — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Тимохина С. А. (1963). Эколого-исторический анализ некоторых сибирских видов рода *Bupleurum* L. с целью их интродукции. Изв.

СО АН СССР, сер. биол. наук, 10, 2. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Gauwet A. M. (1978). In: IOPB chromosome number, report LXI. Taxon, 27, 4.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 II 1982.

УДК 582.765.2 (575.4)

Л. Н. Новичкова-Иванова

ЭПИФИТНЫЕ СИНУЗИИ КРИПТОГАМОВ В ФИСТАШНИКАХ ТУРКМЕНИИ

L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. EPIPHYTIC SYNUSIA OF CRYPTOGAMS IN PISTACHE-WOODLANDS OF TURKMENIA

На модельном дереве фисташки впервые изучены состав и структура эпифитных моховой и лишайниковых синузий. Флористический состав и биомасса лишайниковых синузий тесно связаны с особенностями структуры кроны. Выделены две четко выраженные лишайниковые синузии — анаптихиевая (*Anaptychia ulotrichoides*) на стволе и в скелетной части кроны — и леканиевая (*Lecania* sp. sp.), располагающаяся на молодых ветвях по периферии кроны. Третья — моховая синузия (*Orthotrichum pumilum*) — локальна и связана с базальной частью ствола. Доминирующее положение принадлежит анаптихиевой синузии. Биомасса лишайников и сопутствующих им споровых растений на одном дереве достигает более 6 кг, что составляет 443.4 кг/га при средней плотности 70 деревьев на 1 га. Эпифитные синузии полностью насыщают структуру фисташников, усложняют функциональные связи. Делается заключение о том, что лихеносинузии фисташки — результат сложной адаптации, возникшей при длительном сосуществовании.

При изучении структуры и функциональных особенностей растительных сообществ немаловажное значение имеют синузии эпифитов (Hale, 1952; Barkman, 1958; Mommaerts-Billiet, 1968; Turner B., 1975; Lang et al., 1980). Их развитие связано прежде всего с климатическими условиями. Во влажных тропических лесах, помимо споровых растений, обильно представлены эпифиты из цветковых растений и папоротниковидных (Ричардс, 1961). В умеренных и субтропических широтах обычно развиваются печеночные и листостебельные мхи, лишайники и водоросли. Последние в основном составляют группу автотрофных консортов, получающих воду и минеральные вещества из атмосферных осадков и использующих внешнюю кору и отмирающие ткани коры как субстрат для прикрепления, хотя частичное получение питательных веществ из коры не исключено. Следует отметить, что взаимоотношения растения-хозяина и эпифитов сложны. Подчас трудно определить, находятся ли они на уровне комменсализма, при котором один из видов получает преимущество, а другой не терпит ущерба, или развитие эпифитов служит причиной угнетения растения-хозяина.

В лесах разных широт, различных по структуре и по образующим их породам, наиболее часто эпифитами являются лишайники. Успехи, достигнутые в последние годы в лихенологии, позволили расширить наши представления о лишайниках, начиная с их ультраструктуры и особенностей метаболизма до изучения потоков энергии в их группировках («The lichens», 1973; «Lichenology: progress and problems», 1976; «Lichen ecology», 1977). Большое внимание уделяется физиологии лишайников (см. сводки Е. А. Вайнштейн, 1972, 1973, 1982), продолжаются изучение таксономии лишайников и флористические исследования. Наряду с этим начали усиленно изучать экологию и фитоценологию лишайников, а также особенности структуры и продуктивность лихеносинузий. Эти исследования касаются преимущественно лесов умеренных широт (Edwards et al., 1960; Копачевская, 1961; Scotter, 1962; Трасс, 1966, 1981; Бязров, 1969; Pike, 1971, 1981; Pike et al., 1975, 1977; Lang et al., 1980; Rhoades, 1981). Кроме того, поскольку в некоторых лишайниках в качестве фикобионтов представлены

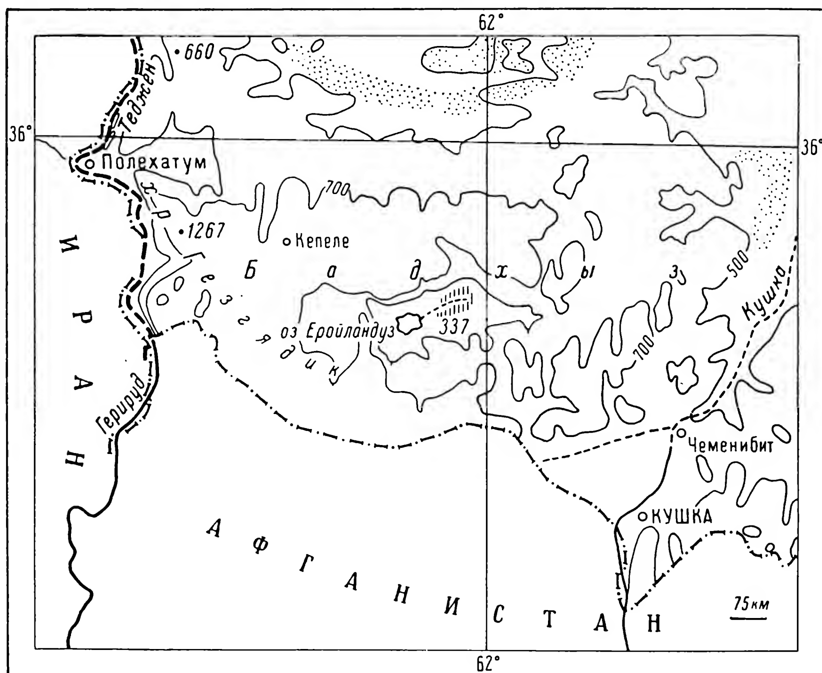


Рис. 1. Местоположение района исследования на Бадхызском холмогорье (кордон Кепеле) в междуречьи Теджена (Герируд) и Кушки.

синезеленые водоросли-азотфиксаторы, особое внимание уделяется азотфиксации лишайниковых синузий и их роли в азотном балансе фитоценозов (Denison, 1973; Hitch, Stewart, 1973; Millbank, 1976; Becker et al., 1977). Так, для Северного Пидмонта подсчитано с учетом метеорологических данных, что азотфиксация происходит приблизительно 33 дня в году после дождя и в среднем фиксируется 10.6 мг азота на 1 г сухого вещества в час (Murphy, Becker, 1975). Установлено, что вклад эпифитирующих лишайников в биологический круговорот азота существен — до 7.6 кг/га/год (Pike, 1978; Rhoades, 1978).

Участие эпифитов в разреженных древостоях аридных областей почти не изучено. При исследовании почвенных водорослей фисташковых редколесий Бадхыза в Пуль-И-Хатумской роще мы отмечали значительное участие лишайников в напочвенных и эпифитных синузиях (Новичкова-Иванова, Чаплыгина, 1979; Новичкова-Иванова, 1980), в связи с чем была поставлена задача изучить состав, структуру и распределение биомассы эпифитных синузий лишайников и мхов редколесий, где фисташка *Pistacia vera* L. является единственной древесной породой.

Бадхыз (34° с. ш.) является северо-западным предгорьем Паропамиза и представляет собой холмисто-увалистую страну со средними высотами 700—800 м над ур. м. (рис. 1). Средиземноморский тип распределения осадков обусловливает влажный зимне-весенний период и сухой, жаркий летне-осенний, который продолжается 5—6 месяцев (рис. 2). Среднее количество годовых осадков составляет 250 мм, во влажные годы оно может увеличиваться на 40% и достигать почти 400 мм, однако имеют место и сухие годы с количеством осадков не более 200 мм. Влажность воздуха большую часть года низка, однако, что очень важно, нередки туманы и росы.

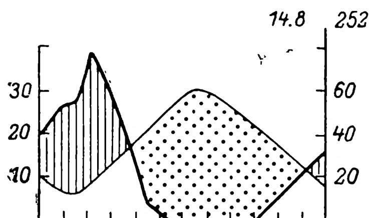


Рис. 2. Климадиаграмма Южного Туркестана (Кушка, 635 м над ур. м.) (по: Walter, Lieth, 1960).

Жирная линия — среднемесячные осадки, *тонкая* — среднемесячные температуры, *точки* — период засухи, *вертикальная штриховка* — влажный период.

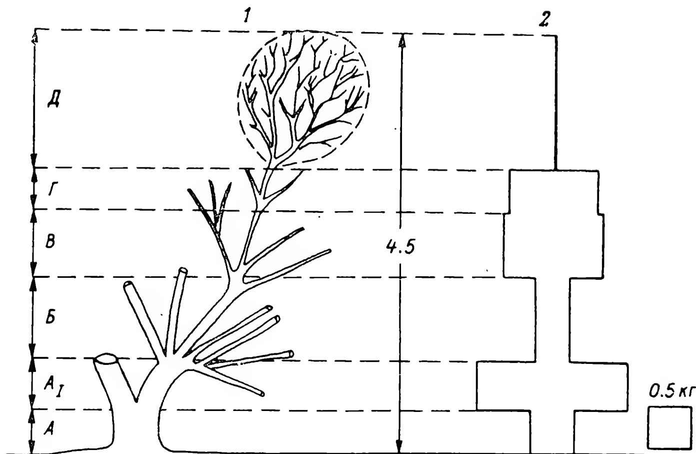


Рис. 3. Структура кроны модельного дерева фисташки (*1*) и распределение биомассы лишайников-эпифитов (*2*).

А — ствол, A_1 — ветвление I порядка, *Б* — II, *В* — III, *Г* — IV, *Д* — с V до IX и далее порядков.

Фисташка произрастает на сероземах, подстилаемых известняками или песчаниками палеогена (бухарский ярус) и среднего и верхнего эоцена, а также частично изверженными вулканогенными породами (Сидоренко, Михельсон, 1948; Лавров, 1964; Алексеенко и др., 1981; Дворникова и др., 1981). Отдельные участки характеризуются близким залеганием к поверхности материнских пород и маломощными почвами.

Изучение эпифитных синузий фисташки проводили в кузиневоэфемероидном сообществе (*Cousinia congesta* Bunge, *Poa bulbosa* L., *Carex pachystylis* J. Gay). Анализ показывает, что наиболее старые деревья имеют возраст около 800 лет, в среднем насаждения состоят из деревьев 200—300-летнего возраста (Сух, 1974). Нет приуроченности фисташки к определенным формам рельефа: отдельные деревья или группы деревьев разбросаны на вершинах увалов, по их склонам или в депрессиях.

Модельное дерево среднего возраста было выбрано на большом пологом открытом склоне западной экспозиции. Поскольку бо́льшая часть грив ориентирована с севера на юг, склоны западной и восточной экспозиций являются в Бадхызе господствующими. Фисташка в условиях Бадхыза, как правило, многоствольна или имеет один невысокий ствол с многочисленными ветвями, низко склоненными к земле, что придает кроне грибообразную форму. Модельное дерево высотою в 4.5 м и с кроной, достигающей 5.5—6.0 м в диаметре, имеет короткий ствол — всего 0,5 м высоты и 1.38 м в окружности. Многоствольность связана скорее всего с частыми пожарами (Родин, 1981) и частично — со скусыванием всходов животными. Ствол модельного дерева (*А*) разветвляется на две ветви I порядка (A_I), каждая из которых несет по 7 ветвей II порядка (*Б*), на каждой ветви II порядка развивается по 4 ветви III порядка (*В*); ветвей IV порядка (*Г*) — 10, они образуют 4 группы, или купы, ветвей (*Д*), охватывающие ветви V, VI и следующих порядков, последние являются самыми молодыми ветвями дерева, всего на дереве этих куп 8 (рис. 3).

Схему кроны фисташки, по которой определялась биомасса эпифитных синузий лишайников, можно представить в следующем виде: $A \rightarrow 2A_I \rightarrow 14Б \rightarrow 56В \rightarrow 140Г \rightarrow 8Д$.

На фисташке по флористическому составу доминирующих эпифитов можно выделить одну стволовую моховую узколокальную синузию и две лихеносинузии. Из последних нижняя — анаптихиевая лихеносинузия[1] — охватывает ствол и ветви I—IV порядков, в ней доминирует серый листоватый лишайник

[1] Поскольку синузиальная синтаксономия лишайниковых группировок еще не разработана окончательно, мы не используем пока термина «унион» (см. Трасс, 1981).

Anaptychia ulotrichoides Vain.,[2] он сплошь одевает ствол и ветви. Здесь же вкраплены отдельные экземпляры кустистого лишайника темно-кофейного цвета с обильными ярко-оранжевыми апотециями *Teloschistes brevior* (Nyl.) Vain. На тонких, наиболее молодых ветвях развивается верхняя лихеносинузия, она состоит из трех видов накипных лишайников и может быть названа леканиевой, так как преобладают *Lecania bartangii* Akramova и *Lecania* sp. (апотеции с налетом и споры в виде червячков). Слоевища этих видов образуют налет серого цвета на поверхности коры и маркируются апотециями черного цвета. К ним примешиваются слоевища *Caloplaca* sp., имеющие оранжевые округлые апотеции с биполярными спорами.

Методика сбора лишайников, примененная нами для определения биомассы, предусматривает дифференцированный подход и включает 3 приема. Со ствола и толстых ветвей брали несколько пробных высечек площадью в 50 см^2; на более тонких ветвях в их средней части брали спил длиной в 10 см и с самых тонких ветвей лишайники снимали со всей поверхности. Следует отметить, что удалить лишайники с молодых ветвей особенно сложно, в связи с чем данные о их биомассе получаются, вероятно, несколько заниженными. Кроме того, как показали наблюдения, лихеносинузии отдельно стоящих деревьев на пологих, открытых, сильно прогреваемых и хорошо освещаемых западных и восточных склонах, преобладающих в Бадхызе, не испытывают заметного влияния экспозиции.

В процессе работы измеряли параметры, необходимые для дальнейших расчетов, такие как длина ветвей по порядкам ветвления, диаметр ветвей и окружность их в средней части.

Масса лишайников, заселяющих стволовую часть и крону фисташки, складывается из следующих величин (рис. 3): ствола (*А*), для вычисления которой была получена средняя масса (здесь и далее дается воздушно-сухой вес) с пробной высечки в 50 см^2 и пересчитана на площадь коры ствола ($А=4.24\times 7100 : 50=602.04$ г); масса лишайников на ветвях I порядка ($А_I$) определялась таким же способом, как на стволе ($А_1=8.19\times 10850 : 50=1777.23$ г); на ветвях II порядка (*Б*) определялась на участке ветви в 10 см и пересчитывалась с учетом длины ветви и числа ветвей ($Б=6.62\times 9\times 14=834.12$ г); на ветвях III порядка (*В*) получалась аналогично предыдущему расчету ($В=5.06\times 7\times 56=1834.52$ г); на ветвях IV порядка (*Г*) определялась таким же образом ($Г=1.65\times 5\times 140=1155.00$); на ветвях V и далее следующих порядков (*Д*) определялась для одной обособленной группы, состоящей из самых молодых побегов, располагающихся по периферии кроны; таких групп на дереве было 8 ($Д=16.89\times 8=135.12$ г).

Всего на стволе и в кроне фисташки лишайники имели биомассу более 6 кг (табл. 1).

Чтобы определить биомассу на любом уровне дерева и иметь возможность сопоставить данные с имеющимися в литературе, мы высчитали биомассу (в г/см^2) для каждого порядка ветвления (рис. 4). Из рисунка очевидно, что биомасса имеет тенденцию к увеличению в двух слоях кроны, причем достигает максимума на ветвях IV порядка (*Г*). Здесь на 1 см^2 поверхности коры образуется биомасса в среднем 1 г, что может быть, вероятно, объяснено тем, что в глубине кроны на этом уровне дольше всего сохраняются наиболее благоприятными температура и условия увлажнения и освещения. Можно предположить, что, помимо жидких осадков, дополнительное влияние оказывают влага, конденсированная кроной во время туманов, и образование ожеледи. Минимальная биомасса в 0.25 г/см^2 формируется на самых молодых ветвях по периферии кроны и связана с лихеносинузией из накипных лишайников в отличие от лихеносинузии из листоватых лишайников, характерной для средней и нижней частей кроны и ствола фисташки. Для сравнения укажем, что на п-ове Новая Шотландия в бореальных лесах биомасса эпифитных лишайников равна 0.14 г/см^2 (Wein, Speer, 1975). Интересно, что аналогичное распределение биомассы лишайников указывается для пихты *Abies balsamea* (L.) Mill. в штате Нью-Гемпшир (США). Наибольшая биомасса была сосредоточена в средней части кроны на уровне

[2] Лишайники любезно определены Л. И. Бредкиной.

ТАБЛИЦА 1

Распределение массы лишайников-эпифитов фисташки

Показатели	Длина, см	Биомасса на 1 дереве, кг сух. вес
Ствол *А*	50	0.60
Ветви A_1	50	1.77
Б	90	0.83
В	70	1.84
Г	50	1.15
Д	140	0.14
Всего . . .	450	6.33

Примечание. В большинстве работ по определению биомассы лишайников на деревьях за основу берется значение среднего сухого веса лишайников с площади в 1 см и используется для всех дальнейших расчетов (Hitch, Stewart, 1973).

ТАБЛИЦА 2

Биомасса лишайников-эпифитов на различных древесных породах

Порода	Число деревьев на 1 га	Биомасса на 1 дереве, кг сух. веса	Литературные данные
Фисташка настоящая	70	6.3	Настоящая работа
Пихта шершавоплодная	198—250	9.3—14.1	Rhoades, 1981
Ель Дугласа	—	17.8	Pike et al., 1977

6—7 м у дерева в 11 м высотой (Lang et al., 1980).

При сопоставлении полученных данных с биомассой лишайников-эпифитов умеренной зоны очевидно, что в фисташниках биомасса, приходящаяся на одно дерево, и биомасса с 1 га меньше (табл. 2, 3). Однако поскольку высота фисташки не менее чем в 2 раза меньше и плотность древостоя или сомкнутость более чем в 3 раза меньше (среднее расстояние между деревьями от 14 до 20—30 м), чем высота дерева и полнота пихтового леса, то фактически эпифитные лишайники в аридных редколесьях фисташников исключительно обильны. Большая биомасса и высокий процент покрытия коры фисташки лишайниками определяется еще и большой продолжительностью жизни этой древесной породы; средневозрастные деревья имеют возраст около 150—200 лет, лишь к 300-м годам генеративная активность фисташки сокращается и дерево считается стареющим, отдельные же экземпляры достигают более чем 500-летнего возраста и справедливо считаются настоящей летописью природы.

ТАБЛИЦА 3

Биомасса эпифитов в различных типах древостоев

Местонахождение	Высота над ур. м., м	Древесная порода	Лишайники, кг/га	Мхи, кг/га	Литературные данные
США					
Штат Вашингтон	600	Пихта	1750	1770	Rhoades, 1981
	1200	Ель	1900	Не учтены	Turner J., Singer, 1976
Штат Нью-Гэмпшир	1200	»	120—1603	0	Lang et al., 1980
	—	»	630	0	Pike, 1978
Штат Орегон	85	Дуб	1800	0	Pike, 1981
СССР					
Туркмения, Бадхыз	800	Фисташка	443	0.4	Настоящая работа

Распределение лишайников-эпифитов показывает, что основная доля их фитомассы образована синузией *Anaptychia ulotrichoides* на стволе и ветвях I—IV порядков, составляя 6.19 кг (табл. 1). Периферийная часть кроны из молодых ветвей V—X порядков, активно растущих и несущих основную часть листьев, занята синузией из накипных или аталлических лишайников с малозаметным талломом из видов родов *Lecania* и *Caloplaca*, ее биомасса всего 0.14 кг.

Помимо обильного развития лишайников, в стволовой части дерева развивается моховая синузия (*Orthotrichum pumilum* Sw.), которая занимает нес-

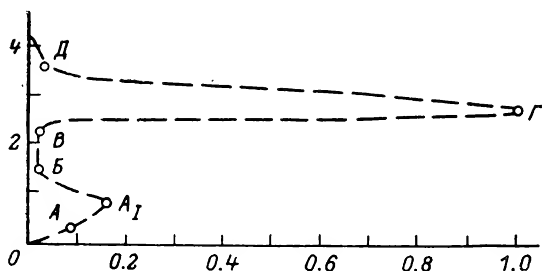


Рис. 4. Биомасса лишайников на стволе и в кроне фисташки (средняя для каждого порядка ветвления).

На оси абсцисс — биомасса (г/см²), *на оси ординат* — высота (м). *А*, A_1, *Б*, *В*, *Г*, *Д* — то же, что на рис. 3.

колько небольших участков на стволе общей площадью в 30 см², фитомасса ее составляет 6 г, или 200 мг/см². Между стволом фисташки и эфедрой-лианой *Ephedra kokanica* Regel обнаружен трутовый гриб *Phellinus rimosus* (Berk.) Pil. весом 7.5 г.[3]

Таким образом, общая масса органического вещества споровых растений на модельном дереве фисташки 6.34 кг, что при 70 деревьях на одном гектаре в среднем составляет 443.8 кг.

В результате проведенного исследования очевидно, что синузии эпифитов фисташки, развивающиеся в условиях низкогорий пустынной области на 34° с. ш., бедны флористически. Обнаружено всего 5 видов лишайников, 1 вид мха и, кроме того, из паразитов — трутовый гриб. Для сравнения не оказалось аналогичных данных по аридным редколесьям, поэтому приведем сведения о флористическом разнообразии эпифитов в лесах штата Вашингтон, где на пихте *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nütt. выявлено 37 видов лишайников и 13 видов мхов (Rhoades, 1981). Лишь небольшое число видов лишайников смогло адаптироваться к жизни на коре дерева в условиях аридного климата. Это соответствует материалам о лишайниках на можжевельниках и других породах в Туркмении (Джураева, 1978). Эпифитные, так же как и напочвенные накипные лишайники пустынных растительных сообществ, являются психрофитами, поскольку их развитие происходит преимущественно в прохладное и влажное время года.

На фисташке выделены 3 эпифитных синузии; две лишайниковые: на стволе и внутренних толстых безлистных ветвях — анаптихиевая (*Anaptychia ulotrichoides*) — и на периферии кроны, на молодых ветвях — леканиевая (*Lecania* sp. sp), и моховая — ортотрихумовая синузия (*Orthotrichum pumilum*) — очень локальная, она представлена отдельными пятнами на стволе.

В аридных редкостойных фисташниках большое значение имеют эпифитные синузии лишайников, биомасса которых достигает 443 кг/га. *Anaptychia ulotrichoides* является здесь ведущим доминантом эпифитных синузий. Ее биомасса составляет около 98% от биомассы всех эпифитов.

Биомасса эпифитов фисташки в расчете на одно дерево в изученном районе сравнительно велика — более 6 кг; она мало уступает, а иногда значительно превосходит биомассу, образующуюся на высоких деревьях полностойных лесов умеренных широт. Это может быть связано с густой, хорошо освещаемой кроной фисташки в редколесьях. Лихеносинузии благодаря фенологическим особенностям дерева-хозяина, у которого во влажный, наиболее оптимальный для роста лишайников период еще отсутствуют листья, находят вполне благоприятные условия. Фисташка покрывается листьями к середине апреля, когда заканчивается выпадение весенних осадков.

Установлено неравномерное распределение биомассы лишайников фисташки. В верхней части кроны по сравнению с остальной кроной относительно быстрый рост молодых ветвей и сильная инсоляция определяют развитие накипных форм лишайников в отличие от господства листоватых внутри кроны. Этим объясняется уменьшение биомассы к вершине и к периферии кроны.

Очень показательно для эпифитов аридных редколесий пустынной области скудное развитие представителей *Bryophyta*. Моховая синузия образует в среднем на дерево биомассу всего в 6 г. В бореальных условиях мхи на деревьях развиваются очень обильно и могут составлять 25% от биомассы лишайников или превышать ее на 50% (Rhoades, 1981).

[3] Определения В. А. Манакяна и М. А. Бондарцевой.

Эпифитные лишайники фисташки настоящей *Pistacia vera* по занимаемому пространству и своим потребностям сосуществуют в длительной балансовой консорции с деревом-хозяином, не являясь его прямыми конкурентами. Эти синузии ярко демонстрируют явление комменсализма, при котором криптогамы получают возможность для развития, а фисташка не испытывает ущерба. В суровых условиях аридного климата это сосуществование, явившееся несомненно результатом длительной совместной эволюции, выгодно фисташке. Лишайники в прохладный осенне-весенний период накапливают влагу в количестве до 300% от своего сухого веса и способны удерживать ее на продолжительный срок в кроне, предотвращая перегрев безлистной кроны фисташки весной, когда еще почти отсутствует сокодвижение. Летом большие амплитуды температур в течение суток могут способствовать образованию рос. Лишайники используют эту конденсационную влагу и тем самым улучшают температурный режим кроны и микроклимат дерева в целом. В то же время сложно установить причастность чрезмерного развития лишайников к наличию сухих ветвей в кроне фисташки, тем более что в ней находят прибежище большое число насекомых. С фисташкой связано только около 80 представителей энтомофауны, не считая животных и представителей из других отделов (устное сообщение В. Я. Фета).

Весьма небольшая биомасса лишайников по сравнению с запасами в виде древесины свидетельствует, что их прямой вклад в энергию и перенос вещества в пределах системы мал, однако для пустынных сообществ важно полное насыщение их структуры лишайниковыми синузиями, поскольку это делает их более устойчивыми. Важна и геохимическая роль лишайников: они увеличивают вклад элементов в экосистему посредством фотосинтеза, азотфиксации и захвата аэрозолей.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н., Дворникова Л. Л., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И. (1981). Условия почвообразования и основные черты морфологии сероземов Бадхыза. Вестн. ЛГУ, геогр., 6. — Бязров Г. Л. (1969). Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья. Бот. ж., 54, 2. — Вайнштейн Е. А. (1972). Некоторые вопросы физиологии лишайников. I. Дыхание. Бот. ж., 57, 7. — Вайнштейн Е. А. (1973). Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез. Бот. ж., 58, 3. — Вайнштейн Е. А. (1982). Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание. Бот. ж., 67, 5. — Дворникова Л. Л., Алексеенко Л. Н., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И. (1981). Сероземы холмогорья Бадхыз и их генетические особенности на примере урочища Кепеле. I. Вестн. ЛГУ, сер. геол. географ., 3, 18. — Джураева З. (1978). Лихенофлора Копетдага. Туркменистан. Ашхабад, Ылым. Копачевская Е. Г. (1961). Основные группировки эпифитных лишайников главных древесных пород Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства. Укр. бот. ж., 18, 6. — Лавров А. П. (1964). К характеристике почв Бадхыза. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 3. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1980). Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., Наука. Новичкова-Иванова Л. Н., Чаплыгина О. Я. (1979). Альгосинузии эфемероидных фисташников Туркмении. Бот. ж., 64, 12. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. М., ИЛ. — Родин Л. Е. (1981). Пирогенный фактор и растительность аридной зоны. Бот. ж., 66, 12. — Сидоренко А. В., Михельсон О. А. (1948). О приуроченности фисташки в Бадхызе к породам палеогена. Бот. ж., 33, 6. — Сух И. С. (1974). Определение возраста фисташки по диаметру ствола и ширине кроны. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Трасс Х. Х. (1966). Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников. Уч. зап. Латв. гос. унив., 74. — Трасс Х. Х. (1981). Проблемы синузиальной синтаксономии лишайниковых группировок. В кн.: Флористические критерии при классификации растительности. Уфа. — Barkman J. J. (1958). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, Netherlands. — Becker V. E., Reeder J., Steler R. (1977). Biomass and habitat of nitrogen fixing lichens in an oak forest in the North Carolina Piedmont. The Bryologist, 80, 1. — Denison W. C. (1973). Life in tall trees. Sci. Amer., 228, 6. — Edwards R. Y., Soos J., Ritcey R. W. (1960). Quantitative observations on epidendric lichens used as food by caribou. Ecology, 41. — Hale M. E. (1952). Vertical distribution of cryptogams in a virgin forest in Wisconsin. Ecology, 33, 3. — Hitch C. J. B., Stewart W. D. P. (1973). Nitrogen fixation by lichens in Scotland. New Phytol., 72. — Lang G. E., Reiners W. A., Pike L. H. (1980). Structure and biomass dynamics of epiphytic lichen communites of balsam fir forests in New Hampshire. Ecology, 61, 3. — Lichen ecology (1977). Ed. M. R. D. Seaward. London, Acad. Press. — Lichenology: progress and problems. (1976). The Systematics Ass. Spec. 8, N. Y. etc. — Millbank J. W. (1976). Aspects of nitrogen metabolism in lichens. In: Lichenology: progress and problems. — Mommaerts-Billiet F. (1968). Note sur l'ecologie des cryptogames épiphytes de quelques chenaies de Haute Belgique. Bul. Soc. Roy. Bot. Belgique, 101. — Murphy J. C., Becker V. E. (1975). Nitrogen fixation by lichens of the Northen Piedmont. In: Mineral re-

cycling in south-eastern ecosystems. Techn. Inform. Center, U. S. ERDA. — P i k e L. H. (1971). The role of epiphytic lichens and nutrient cycling of an oak forest. Diss. Univ. Oregon. USA. — P i k e L. H. (1978). The importance of epyphytic lichens in mineral cycling. The Bryologist, 81. — P i k e L. H. (1981). Estimation of lichen biomass and production with special reference to the use ratios. In: The fungal community. Its organization and role in the ecosystem. N. Y. — P i k e L. H., D e n i s o n W. C., T r a c y D. M., S h e r w o o d M. A., R h o a d e s F. M. (1975). Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on living, old-growth conifers in western Oregon. The Bryologist, 78.4. — P i k e L. H., R y d e l l R. A., D e n i s o n W. C. (1977). A 400-year-old Douglas fir and its epiphytes: biomass, surface area, and their distributions. Can. J. Forest. Res., 7. — R h o a d e s F. M. (1978). Growth, production, litterfall and structure in populations of the lichen *Lobaria oregana* (Tuck.) Müll. Arg. in canopies of old-growth Douglas fir. Ph. D. Diss. Univ. Oregon. USA. — R h o a d e s F. M. (1981). Biomass of epiphytic lichens and bryophytes on *Abies lasiocarpa* on a Mt. Baker Lava Flow, Washington. The Bryologist, 84, 1. — S c o t t e r G. W. (1962). Productivity of arboreal lichens and their possible importance to barrenground caribou. Arch. Soc. zool. bot. fennicae «Vanamo», 16, 2 — T h e l i c h e n s. (1973). Eds. V. Ahmadjian, M. E. Hale. N. Y. — T u r n e r B. D. (1975). Energy flow in arboreal epiphyte communities: an empirical model of net primary productivity in the alga *Pleurococcus* on larch trees. Oecologia, 20. — T u r n e r J., S i n g e r M. J. (1976). Nutrient distribution and cycling in a sub-alpine coniferous forest ecosystem. J. Appl. Ecol., 13, 1. — W a l t e r H., L i e t h H. (1960). Klimadiagramm — Weltatlas. Jena. — W e i n R. W., S p e e r J. E. (1975). Lichen biomass in acadian and boreal forests of Cape Breton Island, Nova Scotia. The Bryologist, 78, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VI 1982.

УДК 58.12 (575.4)

В. Л. Вознесенский, О. С. Юдина

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ДЛИТЕЛЬНОВЕГЕТИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ ПУСТЫНИ КАРАКУМЫ

V. L. VOZNESENSKY, O. S. YUDINA. THE INFLUENCE OF TEMPERATURE UPON RESPIRATION OF LONG-VEGETATION PLANTS IN THE KARAKUM DESERT

С помощью инфракрасного газоанализатора Инфралит-4 изучали влияние температуры на темновое дыхание ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. Использование этого прибора позволяло начинать регистрацию влияния температуры уже через 5—8 мин от начала ее действия на растение. Было исследовано 14 длительновегетирующих в основном древесно-кустарниковых видов. Показано, что критическая температура дыхания находится в интервале 44—54°, причем критическая температура ниже 49° присуща только двум видам — *Smirnowia turkestana*, который сбрасывает листья на жаркий период, и вечнозеленому кустарнику *Ephedra strobilacea*, который вегетирует и летом, и зимой. Среднее значение Q_{10} дыхания для всех растений оказалось близким к 2. В отличие от литературных данных не наблюдалось снижения величины Q_{10} при повышении температуры.

Интенсивность дыхания исследованных видов растений при температуре 20 °С лежит в пределах 0.4—1.3 мг CO_2/г сыр. массы·ч.

Адаптация растений к внешним условиям в большой мере обусловлена отношением физиологических функций растений к температуре. Одной из таких жизненно важных функций является дыхание. Зависимость дыхания от температуры изучается уже более ста лет (Бородин, 1876) и до сих пор привлекает пристальное внимание исследователей (Семихатова, 1959, 1974; Семихатова и др., 1976; Tieszen, 1973; Hartgerink, Mayo, 1976). Температурная зависимость дыхания особенно интересна у растений регионов с низкой и высокой температурой в период вегетации — это Крайний Север и жаркие пустыни. В пустынях Средней Азии исследования такого направления развивались на стационарах Института ботаники АН УзССР (Алексеева, 1970; Алексеева, Абдурахманов, 1975; Семихатова, Алексеева, 1979; Захарьянц и др., 1971, и др.). Однако эти работы проводили в основном с коротковегетирующими, эфемероидными растениями. Настоящее исследование было проведено в районе

заповедника Репетек в песчаной пустыне Юго-Восточные Каракумы в Туркменской ССР. Все произрастающие здесь растения выработали ряд приспособительных признаков (опушение, глянцевитость побегов и листьев, афильность, эфемероидность, сбрасывание листовых пластинок, летний покой, движение и свертывание листьев и т. д.), помогающих им избегать переоблучения и перегрева. Объектами исследования были ассимилирующие органы 14 длительно-вегетирующих травянистых и древесно-кустарниковых видов (см. таблицу), стойко переносящих летний период с устойчивой сухостью и высокой температурой воздуха и песка. Цель исследования заключалась в определении у растений показателей, которые характеризуют температурную зависимость дыхания и свидетельствуют о степени его приспособленности к температурным условиям среды.

В отличие от большинства работ, проводимых в нашей стране, мы использовали не манометрический метод, а проводили измерения с помощью инфракрасного газоанализатора Инфралит-4. Это позволило нам лучше выявить некоторые черты температурной зависимости дыхания, а также сравнить и обсудить особенности, преимущества и недостатки обоих методов исследования.

Материал и методика

Для получения характеристик температурной зависимости дыхания ассимилирующих органов мы исследовали динамику дыхания, начиная сразу после помещения листовой камеры в затемненный термостатируемый сосуд с водой. Для каждой температуры от 20 до 50—55°, как правило, брали свежую пробу (1—1.5 г сыр. массы). Перед началом каждой серии отсчетов к системе для удаления из нее CO_2 на 1.5—2 мин подключали поглотитель CO_2. После отключения поглотителя в течение 0.5—1 мин происходило выравнивание концентрации CO_2 в системе. Затем начинали регистрацию изменения содержания CO_2, происходящего за счет дыхания. Таким образом, измерения интенсивности дыхания начинали в наших экспериментах через 2—3 мин после погружения листовой камеры в термостатируемую ванну с определенной температурой. Регистрацию повышения концентрации CO_2 в системе производили ежеминутно в течение 5 мин через каждые 15—20 мин. Интенсивность дыхания вычисляли как среднее за эти 5 мин. При температуре, превышающей 45°, на протяжении первых 5 мин измерения интенсивность дыхания у всех изученных видов возрастала. Это увеличение интенсивности дыхания происходило в результате постепенного прогревания пробы. В этих случаях интенсивность дыхания рассчитывали по изменению концентрации CO_2 в системе не как среднее за 5 мин, а только за одну пятую минуту и, следовательно, первая ее величина соответствовала 8 мин действия температуры. Как показали специально проведенные эксперименты, через 6—8 мин температура листьев всегда соответствовала температуре воды в ванне. Общая длительность действия температуры на дыхание составляла 75 мин. На основании этих наблюдений строили графики, где каждая точка представляет собой среднюю интенсивность дыхания за 5 мин регистрации изменения концентрации CO_2 в системе.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены в качестве примера данные по температурной зависимости дыхания для одного из исследованных нами растений — *Convolvulus korolkowii*. Такого типа графики впервые детально проработали J. Kuijper (1910) и D. Fernandes (1923). Они показали, что дыхание срезанного листа не остается постоянным. У одних объектов снижение дыхания во времени происходит быстро, у других медленно (Семихатова, 1974; Куперман, Хитрово, 1977). Наклон временных кривых дыхания при повышенной температуре резко увеличивается. Вслед за Kuijper О. А. Семихатова (Семихатова, Денько, 1960), основываясь на возможностях манометрического определения скорости дыхания, предложила температуру, при которой в течение 1 ч дыхание падает на 30%, считать критической температурой дыхания $T_к$. Величины $T_к$ использовали для сопоставления температурной зависимости дыхания различных

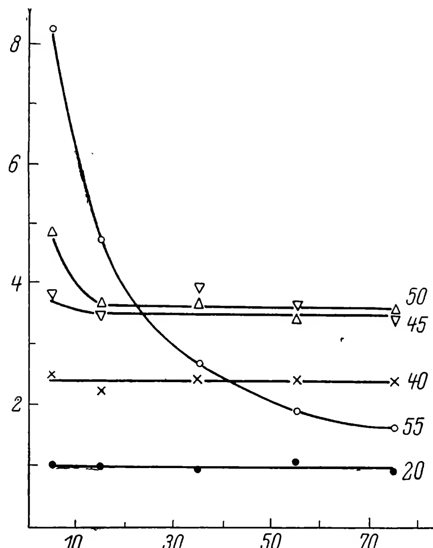


Рис. 1. Динамика интенсивности дыхания *Convolvulus korolkowii* (18 X 1980) при различной температуре.

На оси абсцисс — длительность воздействия температуры, мин; *на оси ординат* — интенсивность дыхания (мг CO_2/г сыр. массы·ч). *Цифры у кривых* — температура окружающей среды, °С (воды в термостате).

растений и в качестве одного из показателей термостойкости самого процесса дыхания. При этом авторы рекомендовали динамику действия температуры для построения достоверного хода изменения во времени снимать в течение 2—3 ч. Одной из причин такого длительного измерения является необходимость получения результатов значимого снижения дыхания, лежащего за пределами различий индивидуальных проб (Семихатова, Алексеева, 1979). Такой методический подход был вполне оправдан при определении дыхания в условиях замкнутых манометрических сосудиков с атмосферой, насыщенной водяным паром, когда не нарушается водный режим исследуемых проб. При измерении дыхания газоанализаторами с замкнутым током воздуха через камеру с растительным материалом чувствительность и точность измерений концентрации CO_2 в системе значительно выше, поэтому для установления закономерности изменения скорости дыхания за время действия температуры не требуется таких продолжительных экспериментов. Сокращение длительности действия температуры (особенно в области критической) при измерениях газоанализатором необходимо также потому, что поддержание водного режима органов растений в токе воздуха (хотя и насыщаемого водяными парами путем пробулькивания его через воду перед камерой) является довольно сложной задачей.

На основе графиков временнóго хода (рис. 1) строили зависимости интенсивности дыхания от температуры для различного времени ее действия. Примеры таких зависимостей приведены на рис. 2, *А*, *Б*. Подобное изображение температурной зависимости дыхания, которое ранее использовалось для нахождения

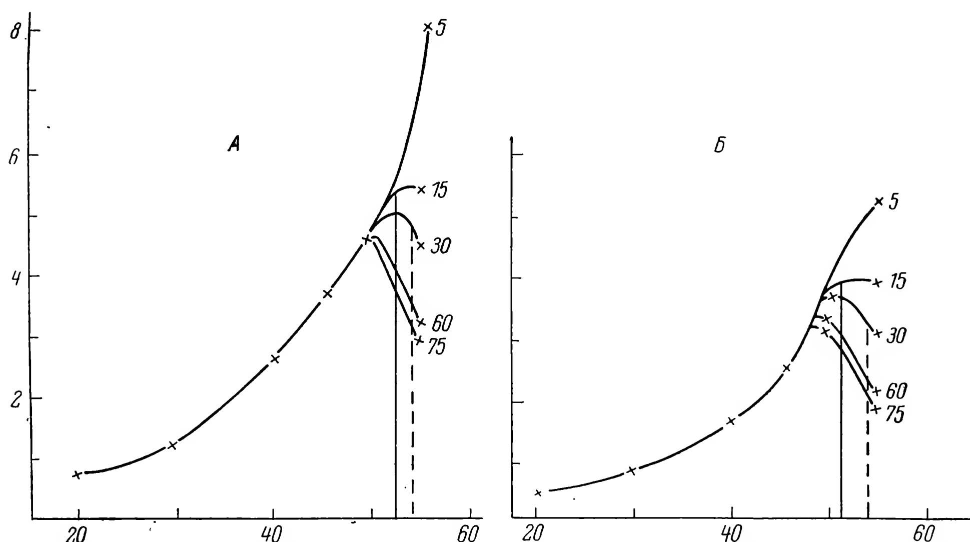


Рис. 2. Зависимость интенсивности дыхания от температуры при различной длительности ее воздействия.

На оси абсцисс — температура, °С; *на оси ординат* — интенсивность дыхания (мг CO_2/г сыр. массы·ч). *Цифры у кривых* — длительность действия температуры (мин). *Вертикальные линии* отмечают температуру, при которой происходит 30%-е снижение интенсивности дыхания при экспозиции от 15 до 75 мин (*сплошные линии*) и от 30 до 60 мин (*штриховые*). *А* — *Ammodendron conollyi* (12 X 1980), *Б* — *Haloxylon persicum* (10 X 1980).

так называемого температурного оптимума дыхания, представляет возможность получения, пожалуй, наиболее полного набора характеристик теплового воздействия на дыхание.

Во-первых, это интенсивность дыхания в начальный период (5—8 мин) воздействия температуры. В области температуры до 40—45° она характеризует неповрежденное дыхание. В области более высокой температуры и за это короткое время, по-видимому, появляются функциональные повреждения дыхания (см. рис. 1), которые могут оказать некоторое влияние на ход кривых. Обращает на себя внимание тот факт, что эта кривая не имеет точки перегиба и неуклонно стремится вверх с повышением температуры. Следовательно, интенсивность дыхания, не поврежденного длительным действием температуры, постоянно возрастает.

Во-вторых, по полученной кривой можно рассчитать величины температурного коэффициента дыхания Q_{10} (см. таблицу). Интересно отметить, что если произвести вычисление средней величины Q_{10} для всех исследованных растений во всем интервале использованных температур, то она оказывается очень близкой к 2 (2 ± 0.3), однако у некоторых растений (*Heliotropium argusioides*, *Convolvulus korolkowii* и *Salsola richteri*) величина Q_{10} до температуры 40° не превышает 1.7, что свидетельствует о малой зависимости их дыхания от температуры в этом интервале. С повышением температуры Q_{10} у этих растений возрастает. У гелиотропа Q_{10} достигает 3, что, по-видимому, является следствием увеличения энергетических затрат при условии существования этого растения в непосредственной близости от поверхности песка, нагреваемой до 60—70°. Сравнительно небольшими значениями Q_{10} характеризуется дыхание *Ammodendron conollyi*, *Aristida karelinii* и *Haloxylon aphyllum*. Из этих видов первые два являются пионерами зарастания перевеваемых барханных песков. Черный саксаул произрастает преимущественно в долинообразных понижениях у крутых склонов песчаных гряд, где ближе грунтовые воды. Вероятно, из-за малой подвижности воздуха здесь создаются более напряженные температурные условия, однако самой небольшой величиной Q_{10} характеризуется температурная зависимость дыхания *Populus pruinosa*, интродуцированного в районе заповедника и растущего в местах с близким уровнем грунтовых вод; *P. pruinosa* имеет к тому же большую интенсивность транспирации.

Обращает на себя внимание несколько повышенное по сравнению с другими растениями значение величины Q_{10} у *Smirnowia turkestana* до температуры 40°. Видимо, это объясняется биологией растения. Листья у *S. turkestana* развиваются весной, а с наступлением жаркого лета сбрасываются. Осенью, особенно после выпадения дождей, появляется новая генерация листьев. Они также не приспособлены к перенесению высоких температур, и поэтому для поддержания их существования необходимы большие энергетические затраты за счет дыхания. При температуре 40—50° листья *S. turkestana* вообще снижают свою жизнедеятельность. Это видно не только по уменьшению величины Q_{10} дыхания, но и по торможению фотосинтеза (Вознесенский, 1977).

В-третьих, на основании анализа всего семейства временных температурных кривых дыхания можно с достаточной точностью оценить $T_к$. Для того чтобы получить данные, сопоставимые с манометрическими, необходимо условиться, от какой временной кривой (рис. 2) следует начинать отсчет времени действия температуры. Если принять, что предварительное термостатирование сосудика с пробой растительного материала при манометрических определениях продолжается 15 мин, то в наших опытах временную кривую, соответствующую 15 мин, можно принять за начальную. Далее необходимо найти такую температуру, при которой интенсивность дыхания в течение следующего часа, т. е. к 75 мин, снижается до 70%. Эта температура будет критической. На рис. 2 она отмечена вертикальными сплошными линиями. Величины $T_к$ для всех исследованных растений представлены в таблице. У большинства исследованных длительновегетирующих растений величины $T_к$ находятся в интервале 49—54°, и только у двух видов (*Smirnowia turkestana*, сбрасывающего листья в летний период, и вечнозеленого кустарника *Ephedra strobilacea*, вегетирующего и в зимний период) значения $T_к$ соответственно равны 47 и 44°. Самые высокие значения $T_к$ присущи *Haloxylon aphyllum* (растущему в наиболее напряженных термиче-

ских условиях), *Ammodendron conollyi* и *Heliotropium argusioides*, произрастающим на оголенных песках.

Показатели, характеризующие действие температуры на дыхание длительновегетирующих растений Каракумов

	Q_{10} при 5—8-минутном действии температуры, °С				Критическая температура дыхания при расчете между экспозициями, мин		Температура максимальной интенсивности дыхания при 30-минутной экспозиции, °С	Интенсивность дыхания, мг CO_2/г сыр. массы·ч		Содержание воды, %
	20—30	30—40	40—50	45—55	15—75	30—60		максимальная	при 20°	
Ammodendron conollyi	1.8	2.0	1.8	2.1	53	54	53	5.2	0.8	57
Haloxylon aphyllum	2.0	1.8	1.9	1.7	54	55	50	3.3	0.6	77
Heliotropium argusioides	1.5	1.7	2.3	3.1	53	54	55	5.6	0.8	74
Haloxylon persicum	2.3	1.9	2.9	2.3	51	54	50	3.6	0.4	60
Calligonum caput-medusae	1.9	1.9	2.2	1.7	51	54	50	3.0	0.6	72
Populus pruinosa	1.5	1.8	1.9	1.7	51	52	50	4.5	1.1	70
Tamarix ramosissima	1.4	1.8	2.2	—	51	50	50	3.6	0.9	69
Aristida pennata	1.8	1.9	2.4	—	51	50	47	4.4	0.7	56
Convolvulus korolkowii	1.2	1.6	2.2	2.2	51	53	47	3.8	1.3	63
Alhagi camelorum	2.3	1.8	2.0	1.6	50	51	50	3.6	0.5	74
Aristida karelinii	2.0	1.8	2.0	1.8	50	51	45—50	5.0	1.2	52
Salsola richteri	1.5	1.7	2.7	—	49	51	47	2.4	0.5	62
Smirnowia turkestana	2.2	2.2	1.5	—	47	49	45	8.6	1.3	67
Ephedra strobilacea	1.8	2.0	2.5	2.5	44	51	45	3.4	0.7	65

Еще одной характеристикой отношения растений к окружающим условиям может служить температура, при которой интенсивность дыхания достигает наибольшей величины при определенной длительности ее воздействия. При оценке этого показателя мы приняли действие температуры в течение 30 мин (см. таблицу). Большинство полученных величин находится в пределах 45—50° и только у *Heliotropium argusioides* температура максимальной интенсивности дыхания превышает 55°, а у *Ammodendron conollyi* она равна 53°, что вполне согласуется с хорошей адаптированностью этих растений к высокой температуре.

В таблице приведены также величины интенсивности дыхания при 20°. Средняя величина при этой температуре для всех изученных растений равна 0.8 мг CO_2/г сыр. массы·ч. Повышенной интенсивностью дыхания при 20° обладают вновь отрастающие молодые листья *Smirnowia turkestana*, *Convolvulus korolkowii*, *Aristida karelinii*, а также *Populus pruinosa*. Самые большие значения максимальной интенсивности, наблюдаемые при 30-минутном воздействии, были у *Heliotropium argusioides*, *Ammodendron conollyi*, *Smirnowia turkestana* и *Aristida karelinii*.

В последней графе таблицы приведены величины содержания воды в листьях исследуемых растений. Не удается наметить никакой связи между оводненностью ассимилирующих органов, интенсивностью их дыхания и показателями температурного воздействия на него.

При сопоставлении различных показателей температурной зависимости дыхания у изученных растений с имеющимися в литературе данными следует учитывать особенности применяемых методик. Одним из моментов, на который необходимо обратить внимание, является отсчет времени, за которое происходит снижение интенсивности дыхания на 30%. При проведении исследований с помощью аппаратов Варбурга измерения скорости исследуемого процесса, как правило, делаются через 15—30 мин, поэтому и вычисление $T_к$ производится по разнице отсчетов за 30 и 60 мин с учетом всего хода кинетических кривых. Таким образом получается, что при определениях $T_к$ манометрическим методом время действия температуры равно 1 ч, или с учетом предварительного термостатирования оно даже несколько больше, а расчет 30%-го снижения интенсивности дыхания делается за 30 мин. Для того чтобы иметь возможность срав-

нения полученных нами величин с литературными данными, мы также вычислили 30%-е снижение интенсивности дыхания между 30 и 60 мин наших экспериментов (рис. 2, вертикальные штриховые линии, см. таблицу). Эти величины для большинства растений мало отличаются от уже обсужденных нами значений $T_к$ для 1-часового интервала. По ним выделяются те же растения с большой устойчивостью дыхания к высокой температуре и *Smirnowia turkestana* с самой низкой величиной $T_к$. Только у *Ephedra strobilacea* $T_к$ получается разной при этих способах расчета. Полученные нами для древесных и кустарниковых растений Каракумов величины $T_к$ вписываются в интервал $T_к$ растений, исследованных в другом районе жаркой пустыни — Кызылкумах (Семихатова, Алексеева, 1979), и имеют преимущественно самые высокие значения.

Величина температурного коэффициента дыхания Q_{10}, по нашим данным, более постоянна, чем обычно отмечается в литературе, и близка к 2 во всем интервале исследованных температур. Это может объясняться расчетом Q_{10} не по отдельным экспериментальным точкам, а по уже усредненным кривым. Кроме того, постепенное снижение Q_{10} дыхания с возрастанием температуры (Джеймс, 1956; Семихатова и др., 1976) мы склонны объяснять тем, что в методах, требующих длительных экспозиций, как, например, в манометрии, первые отсчеты интенсивности дыхания можно получить не раньше, чем через 25—30 мин после начала действия температуры, что значительно снижает измеряемую интенсивность дыхания при повышенной температуре.

На основании всего представленного материала можно отметить несколько особенностей дыхания длительновегетирующих растений жаркой пустыни Каракумы, адаптированных к высокой температуре.

1. У большинства растений не наблюдается заметного снижения интенсивности дыхания с течением времени при температурах до 49—50°. Критическая температура дыхания находится в интервале 44—54°, причем $T_к$ ниже 49° присуща только молодым листьям *Smirnowia turkestana* и вегетирующему зимой и летом вечнозеленому кустарнику *Ephedra strobilacea*.

2. Температура, при которой интенсивность дыхания достигает наибольшей величины после 30-минутного ее воздействия, лежит для большинства растений в пределах 45—50° и только, по-видимому, у наиболее адаптированных к высокой температуре растений она выше: у *Heliotropium argusioides* — 55°, у *Ammodendron conollyi* — 53°. По наибольшей интенсивности дыхания выделяются эти же растения, а также быстрорастущие виды с высокой интенсивностью фотосинтеза *Smirnowia turkestana* и *Aristida karelinii*.

3. Наименьшими величинами Q_{10} во всем исследованном нами интервале температур и, по-видимому, лучшей приспособленностью к данным условиям обладают *Ammodendron conollyi*, *Haloxylon aphyllum* и *Aristida karelinii*. У *Heliotropium argusioides*, *Convolvulus korolkowii* и *Salsola richteri* усиление интенсивности дыхания проявляется при температуре выше 40—45°, что, по-видимому, вызывается необходимостью более активного восстановления поврежденных высокой температурой структур и функций листа. Среднее значение Q_{10}, вычисленное для всех растений, получилось очень близким к 2. В отличие от литературных данных мы не наблюдали постепенного снижения величины Q_{10} с повышением температуры до 50—55°.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. (1970). Критические температуры дыхания у некоторых видов растений Юго-Западного Кызылкума. В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Алексеева Л. Н., Абдурахманов А. (1975). Критические температуры дыхания пустынных видов эфемеров и однолетних солянок. Узб. биол. ж., 4. — Бородин И. П. (1876). Физиологические исследования над дыханием листоносных побегов. Тр. СПб общ. естествоисп., 7. — Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука.— Джеймс В. О. (1956). Дыхание растений. М., ИЛ. — Захарьянц И. Л., Нааберл Л. Х., Фазылова С., Алексеева Л. Н., Ошанина Н. П. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкумов. Ташкент, Фан. — Куперман И. А., Хитрово Е. В. (1977). Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, Наука. — Семихатова О. А. (1959). О температурной зависимости дыхания высокогорных растений Восточного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Экспер. бот., 13. — Семихатова О. А. (1974). Энергетика дыхания

растений при повышенной температуре. Л., Наука. — Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. (1979). Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений. Экология, 3. — Семихатова О. А., Денько Е. И. (1960). О воздействии температуры на дыхание листьев растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV. Экспер. бот., 14. — Семихатова О. А., Иванова Т. И., Леина Г. Д., Васьковский М. Д. (1976). Влияние температуры на дыхание растений острова Врангеля. Бот. ж., 61, 6. — Hartgerink A. P., Mayo J. M. (1976). Controlled-environment studies on net assimilation and water relations of *Dryas integrifolia*. Canad. J. Bot., 54, 16. — Fernandes D.C. (1923). Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. Rec. Trav. Bot. Neerland., 20, 107. — Kuijper J. (1910). Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höherer Pflanzen. Rec. Trav. Bot. Neerland., 7, 131. — Tieszen L. (1973). Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. Arct. Alp. Res., 5, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 8 XII 1981.

УДК 581.132 (470.21)

Л. М. Лукьянова, Т. М. Булычева

О СВЕТОВЫХ КРИВЫХ ФОТОСИНТЕЗА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСНОГО ПОЯСА ХИБИН

L. M. LUKYANOVA, T. M. BULYCHEVA. ON THE LIGHT CURVES OF PHOTOSYNTHESIS IN HERBACEOUS PLANTS OF THE KHIBINY FOREST BELT

Изучали сезонную динамику световых кривых фотосинтеза трех видов травянистых растений. Уровень плато светового насыщения наблюдаемого фотосинтеза меняется в течение вегетации, амплитуда изменений имеет меньший размах у теневыносливых и зимне-зеленых растений. Выражение величин наблюдаемого фотосинтеза в относительных единицах выявляет у растений различия по углу наклона световой кривой, характеризующие степень их светолюбия. Потенциальный фотосинтез не имеет насыщения до 60 клк.

Изучению световых кривых фотосинтеза различных растений посвящено много работ, подробное перечисление которых вряд ли необходимо. Сопоставление световых кривых, полученных в течение вегетационного периода, в большинстве случаев приводило к выводам о наличии сезонной динамики, обусловленной изменением внешних факторов. Изменения световых кривых потенциального фотосинтеза растений под пологом дубравы обсуждали в связи с динамикой освещенности (Горышина, 1975; Митина, 1981). Сезонные изменения световых кривых фотосинтеза растений северных широт исследованы мало (Швецова, 1971; Герасименко, Заленский, 1973). В лесной зоне Хибин были получены данные об изменениях в пигментной системе и фотосинтетической способности растений в зависимости от освещения (Лукьянова, Марковская, 1974, 1975; Лукьянова, Булычева, 1979, 1981).

Задачей настоящей работы было исследование в течение вегетационного сезона световых кривых фотосинтеза растений различной экологии — растущих на открытых местообитаниях, под пологом редкостойной северной тайги, летневегетирующих и зимне-зеленых — для оценки их светолюбия или теневыносливости.

Материал и методика

Работа проведена более чем на 15 видах травянистых растений лесного пояса Хибин (г. Кировск, Мурманской обл.), из которых для обсуждения выбраны три.

Манжетка *Alchemilla subcrenata* Bus. — широко распространенный в лесном поясе вид, растет по опушкам леса, по обочинам дорог, летневегетирующее растение. Листья закладываются с осени, весной после схода снега быстро развиваются. Цицербита *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. обитает в хорошо увлажненных затененных местах, листья весной появляются поздно, после распускания листвы деревьев, осенью рано повреждаются заморозками. Грушанка *Pyrola*

media Sw. — широко распространенный в лесном и до горно-тундрового пояса вид, прошлогодние листья сохраняются под снегом, после появления листьев текущего года отмирают; в лесу растет среди других растений в сильном затенении, но часто встречается выше границы леса («Флора Мурманской области», 1959, 1966).

Световые кривые наблюдаемого фотосинтеза получены с помощью инфракрасного газоанализатора ОА-5501 при естественной концентрации CO_2, потенциального фотосинтеза — радиометрическим методом при насыщающей (1%) концентрации CO_2.[1] Необходимую интенсивность света создавали лампами ДРЛ-400, освещенность контролировали люксметром Ю-117, затенение камер осуществляли латунными сетками. Во избежание перегрева отрезанных листьев камеры помещали в термостатируемую водно-глицериновую ванну, температуру листьев поддерживали в пределах 15—18 °С, измеряя ее микроэлектротермометром АФНИИ. Повторность опытов была 2—3-кратной, для каждого растения получено в течение 2—3 сезонов по 5—8 световых кривых; на рисунках представлены кривые, построенные по среднестатистическим величинам за соответствующие сроки определений.

Результаты исследования

Молодые, только что развернувшиеся листья *Alchemilla subcrenata* имеют световую кривую фотосинтеза (рис. 1, *1*) с небольшим углом наклона, пологой формы. Величина светового насыщения около 35—40 тыс. лк, максимум наблюдаемого фотосинтеза — около 10 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$. В течение июня растущие листья незначительно повышают интенсивность фотосинтеза — до 12 мг CO_2 при максимальном освещении (рис. 1, *2*). Эти листья функционируют в период круглосуточного полярного дня, когда освещенность в естественных условиях может достигать 70—80 тыс. лк при температуре воздуха 12—18°. К концу июля, когда рост листьев закончен и созревают плоды, уровень фотосинтеза при насыщающем свете несколько снижается — до 8 мг CO_2 (рис. 1, *3*). Освещенность в естественных условиях все еще высокая, это самый теплый период вегетации, когда дневная температура держится на уровне 15—18°. В первой половине августа, с наступлением темных ночей, температура воздуха, как правило, снижается. В ночные часы возможны заморозки, но днем все еще тепло, в полуденные часы до 12—15°; освещенность из-за частой облачности падает в полдень до 10—15 тыс. лк. Насыщение фотосинтеза светом начинается уже при 18—20 тыс. лк, несколько возрастает интенсивность фотосинтеза при насыщающем свете (рис. 1, *4*). Позже, в сентябре, световая кривая мало отличается от летних (рис. 1, *5*).

Вегетация *Cicerbita alpina* начинается значительно позже, чем *Alchemilla subcrenata*: первые листья появляются только в конце июня, в июле растение зацветает. Световые кривые в эти сроки (рис. 2, *1*, *2*) имеют одинаковый угол наклона, световое насыщение фотосинтеза наступает уже при 10 тыс. лк, интенсивность его невелика — около 5 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$. В начале августа, как и у манжетки, угол наклона световой кривой несколько увеличивается, так же как и интенсивность фотосинтеза (рис. 2, *3*). Сентябрьская кривая повторяет летние (рис. 2, *4*).

У *Pyrola media* листья прошлого года (перезимовавшие под снегом) уже в конце мая (рис. 3, *1*) начинают фотосинтезировать с интенсивностью около 3 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$. К середине июня эти листья постепенно отмирают, их фотосинтез падает до 1.5 мг CO_2 при насыщающем свете (рис. 3, *2*). К этому времени появляются новые листья, которые в течение всего периода цветения и плодоношения имеют световые кривые почти одинаковой формы и близкие величины интенсивности фотосинтеза (рис. 3, *3—6*).

Н. Н. Слемнев с соавторами (1978) показали, что при выражении интенсивности фотосинтеза в относительных единицах реакция фотосинтетического аппарата растений Гоби на свет оказывается близкой в разное время сезона.

[1] За помощь при определениях потенциального фотосинтеза приносим благодарность Т. В. Герасименко.

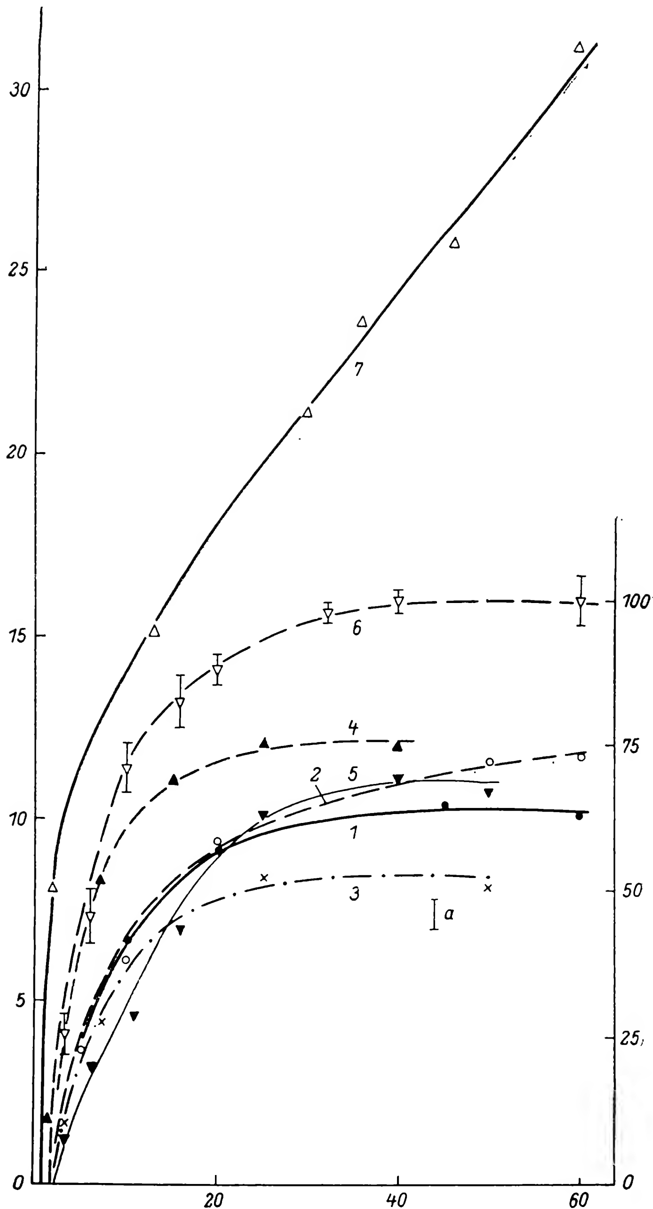


Рис. 1. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев *Alchemilla subcrenata* от света.

По оси абсцисс — освещенность, тыс. лк; *по осям ординат*: *слева* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$, *справа* — наблюдаемый фотосинтез, % от максимума. *1—5* — наблюдаемый фотосинтез (*1* — 8—12 июня, *2* — 20—23 июня, *3* — 21—26 июля, *4* — 12—16 августа, *5* — 10—14 сентября); *6* — усредненная кривая наблюдаемого фотосинтеза, отн. ед.; *7* — потенциальный фотосинтез, 15 августа. *а* — разброс экспериментальных точек.

Сделав такой пересчет для наблюдаемого фотосинтеза у исследованных растений, мы получили семейства световых кривых, различия между которыми лежали в пределах ошибки определений. Усредненные кривые представлены на рис. 1, *6*; 2, *5* и 3, *7*. Сравнивая эти кривые, можно отметить, что самый большой угол наклона световой кривой наблюдаемого фотосинтеза у листьев грушанки, несколько меньший — у цицербиты и еще меньший — у манжетки. Начало светового насыщения по этим кривым у грушанки и цицербиты наступает при 20—22, у манжетки — при 35—40 тыс. лк. Эти результаты хорошо согласуются с экологическими особенностями растений, местами их обитания: наиболее затенены цицербита и грушанка, манжетку брали в опыт с открытых полян.

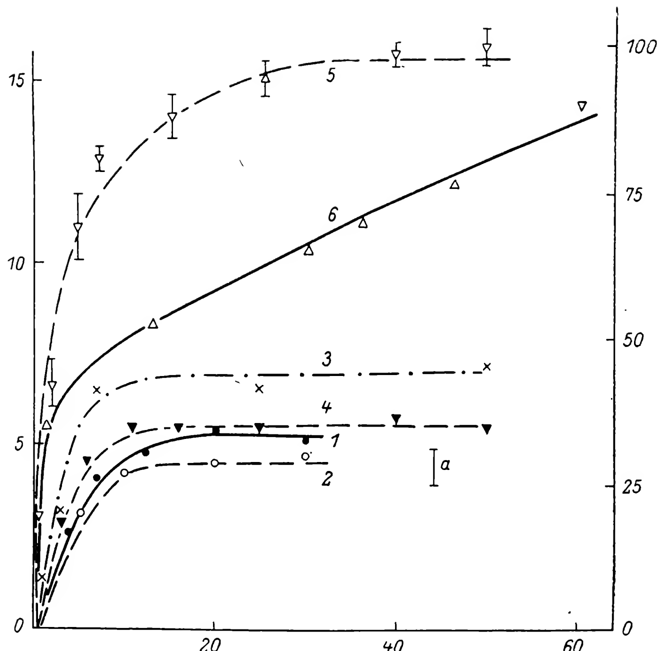


Рис. 2. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев *Cicerbita alpina* от света.

1—4 — наблюдаемый фотосинтез (*1* — 25—27 июня, *2* — 15—19 июля, *3* — 4—8 августа, *4* — 3—8 сентября); *5* — усредненная кривая наблюдаемого фотосинтеза, отн. ед.; *6* — потенциальный фотосинтез, 15 августа. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Световые кривые потенциального фотосинтеза были получены в середине августа, и у всех трех растений они не имели плато насыщения (рис. 1, *7*; 2, *6*; 3, *8*).

Сравнение световых кривых наблюдаемого фотосинтеза в сезоне у разных растений показывает, что они отражают не столько условия вегетационного периода, сколько природу самих растений. Так, наиболее низкая интенсивность фотосинтеза при насыщающем свете обнаружена у зимне-зеленой грушанки, самая высокая — у летневегетирующей манжетки. Цицербита занимает промежуточное положение — период вегетации у этого растения короткий, световые и температурные условия, при которых осуществляется фотосинтез, более однородны. Относительно низкая величина фотосинтеза вечнозеленых растений по сравнению с листопадными отмечена в ряде работ (Вознесенский, 1977; Лархер, 1978, и др.).

Световые кривые потенциального фотосинтеза дополняют характеристику растений. Хотя насыщение потенциального фотосинтеза светом ни у одного растения не наблюдали, однако угол наклона световой кривой у грушанки и цицербиты больше, чем у манжетки, что свидетельствует об их способности лучше усваивать углекислоту при низкой интенсивности света. Световая кривая потенциального фотосинтеза листьев манжетки более плавная, интенсивность фотосинтеза почти равномерно растет до максимальной в опыте освещенности. Величины потенциального фотосинтеза при такой освещенности выше наблюдаемого у манжетки в 3 раза, у цицербиты — в 2 и у грушанки — в 6 раз.

Анализ световых кривых фотосинтеза позволяет сделать заключение, что среди травянистых растений лесного пояса Хибин имеются виды, обладающие довольно высоким светолюбием (манжетка) и теневыносливые (цицербита). Такие виды, как грушанка, способны к обитанию под пологом леса, однако имеют потенциальную возможность использовать более благоприятные световые условия редколесья и горно-тундрового пояса, что в сочетании с сохраняющимися круглый год зелеными листьями позволяет им расти в различных местообитаниях.

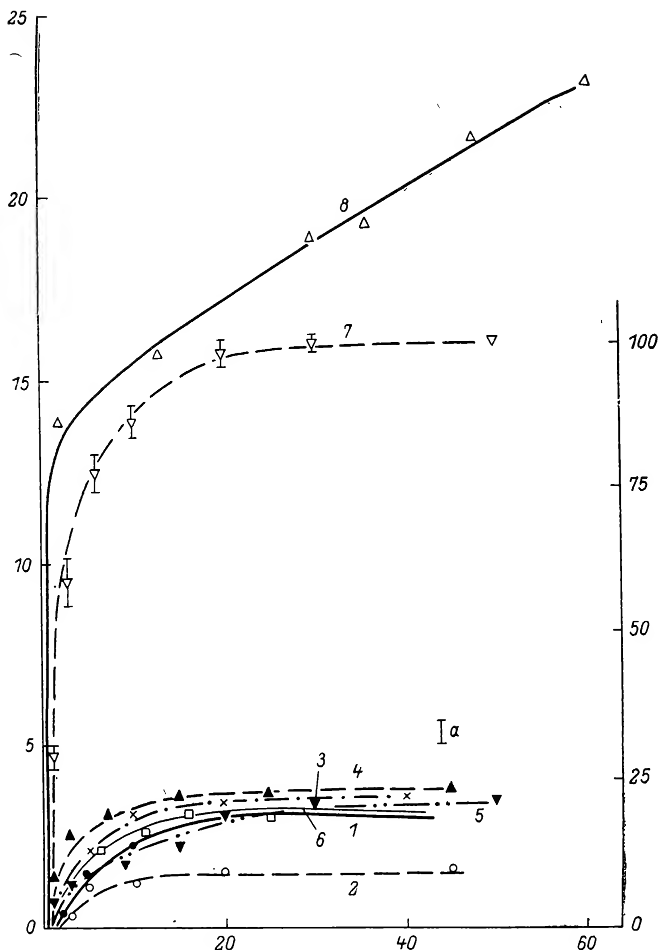


Рис. 3. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев *Pyrola media* от света.

1—6 — наблюдаемый фотосинтез (*1* — 28—31 мая, *2* — 10—14 июня, *3* — 18—23 июня, *4* — 2—9 августа, *5* — 17—20 августа, *6* — 16—20 сентября); *7* — усредненная кривая наблюдаемого фотосинтеза, отн. ед.; *8* — потенциальный фотосинтез, 15 августа. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Изменения световых кривых наблюдаемого фотосинтеза в течение вегетационного сезона проявляются главным образом в уровне плато светового насыщения, форма же кривых, как видно при пересчете величин поглощения углекислоты в относительные единицы, не изменяется.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука. — Герасименко Т. В., Заленский О. В. (1973). Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 11. — Горышина Т. К. (1975). Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., Изд. ЛГУ. — Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Лукьянова Л. М., Булычева Т. М. (1979). Особенности газообмена зимнезеленых растений Хибин. В кн.: Биол. пробл. Севера, 1. Апатиты, Изд. Кольск. фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М., Булычева Т. М. (1981). Об отношении растений лесной зоны Хибин к световому фактору. В кн.: Биол. пробл. Севера, 1. Сыктывкар, Изд. Коми фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1974). К вопросу об отношении растений Севера к условиям освещения. В кн.: Научн. конф. биол. Карелии. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1975). Отношение растений Заполярья к условиям освещения. В кн.: Естеств. среда и биол. ресурсы Кр. Севера. Л., Изд. ГО СССР. — Ми-

т и н а М. Б. (1981). Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы. Бот. ж., 66, 10. — С л е м н е в Н. Н., Б о л д Д., З а л е н с к и й О. В. (1978). Зависимость фотосинтеза растений Северной Гоби от интенсивности солнечной радиации. Пробл. осв. пустынь, 1. — Ф л о р а Мурманской области. (1959, 1966). 4. 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ш в е ц о в а В. М. (1971). Интенсивность фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала АН СССР,
Кировск, Мурманской обл.

Получено 10 X 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893 (575.3)

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, Т. В. Лаврова

ДВА НОВЫХ ВИДА *UMBELLIFERAE — LIGUSTICEAE* С АЛАЙСКОГО ХРЕБТА

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV, T. V. LAVROVA.
TWO NEW SPECIES OF THE *UMBELLIFERAE—LIGUSTICEAE* FROM MTS ALAI

Описаны два новых вида среднеазиатских представителей сем. *Umbelliferae*, которые по совокупности их признаков должны быть отнесены к родам *Paulia* Korov. и *Seselopsis* Schischk. Однако предложенное Е. П. Коровиным (1973) название *Paulia* не может быть сохранено в ботанической номенклатуре (Soják, 1982) из-за наличия более раннего омонима *Paulia* Fée, относящегося к монотипному роду лишайников из Океании (Zahlbruckner, 1924), поэтому для данного рода следует предложить nomen novum и мы полагаем, что название *Neopaulia* будет приемлемым с точки зрения номенклатуры и в то же время в нем будет сохранено посвящение этого своеобразного среднеазиатского рода зонтичных одному из виднейших систематиков и флористов Таджикистана — Павлу Николаевичу Овчинникову.

Neopaulia M. Pimen. et Kljuykov nom. nov. — *Paulia* Korov. 1973, Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1 (50) : 14, non Fée.

Typus: **N. ovczinnikovii (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov.** — *Paulia ovczinnikovii* Korov. 1973, цит. соч.: 14.

К этому роду, как было ранее показано нами (Пименов, Клюйков, 1979), относятся не только типовой вид *N. ovczinnikovii*, но и распространенный в высокогорьях Вахшского, Каратегинского, Дарвазского хребтов и хр. Петра I близкий к нему вид, описанный первоначально как *Hymenolaena alpina* Schischk. (Шишкин, 1950а) и перенесенный нами в род *Paulia* Korov. Теперь для этого вида следует тоже предложить новую комбинацию в роде *Neopaulia*.

N. alpina (Schischk.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Hymenolaena alpina* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158.

Ареал рода в таком понимании был ограничен лишь южными районами Памиро-Алая (Зеравшанский, Гиссарский, Каратегинский, Дарвазский, Вахшский хребты, хр. Петра I, низкогорья Южного Таджикистана). Во время экспедиционных работ 1981 г. на северном склоне Алайского хребта мы обнаружили еще один вид этого рода, который ниже описывается.

Neopaulia alaica M. Pimen. et Kljuykov sp. nov. — Planta perennis, monocarpica (?), fusco-viridis. Radix tuberiformis, griseolo-fusca, ovoidea vel rapiformis, ad 0.8 cm in diam., radicibus lateralibus 1—3, subfuniformibus, saepe ramificatis. Collum residuis griseolo-fuscis petiolorum foliorum emortuorum tectum. Caules solitarii, erecti, 30—60 cm alt., basi ad 1—3 mm in diam., teretes, tenuiter striati, breviter pubescentes (basi maxime), cavi, in nodis curviusculi, in dimidio superiore corymbose ramosi, umbella centrali terminati. Folia radicalia petiolis et petiolulis breviter pubescentibus; petiolis sectione transversali fistulosis, a latere adaxiali anguste emarginatis, fasciculis conductoriis periphericis intrinsecus sclerenchima evoluta; laminis ambitu ovatis vel triangulatis, ad 4 cm lg., bi-triternatisectis; segmentis primariis basalibus longe petiolulatis, ultimis in 1—3 lobulos mucronulatos lineares, 0.6—1 mm lt., ad 5 mm lg. sectis, in sicco transverse convolutis. Folia caulina sensim simplificata, petiolulata, vaginis leviter dilatatis, elongatis, suprema etiam plerumque laminis ternatisectis. Umbellae involucri phyllis 2—5, herbaceis, anguste linearibus, ad 2—7 mm lg.; radiis 11—19, ad 1.5—2 cm lg., paulo inaequilongis, breviter pubescentes. Umbellulae 15-25-florae, involucelli phyllis 5—9, ad 1.5—2.5 mm lg., involucri phyllis similibus, pedicellis inaequilongis, scabridis, ad 4—6 mm lg. Dentes calycini nulli. Petala

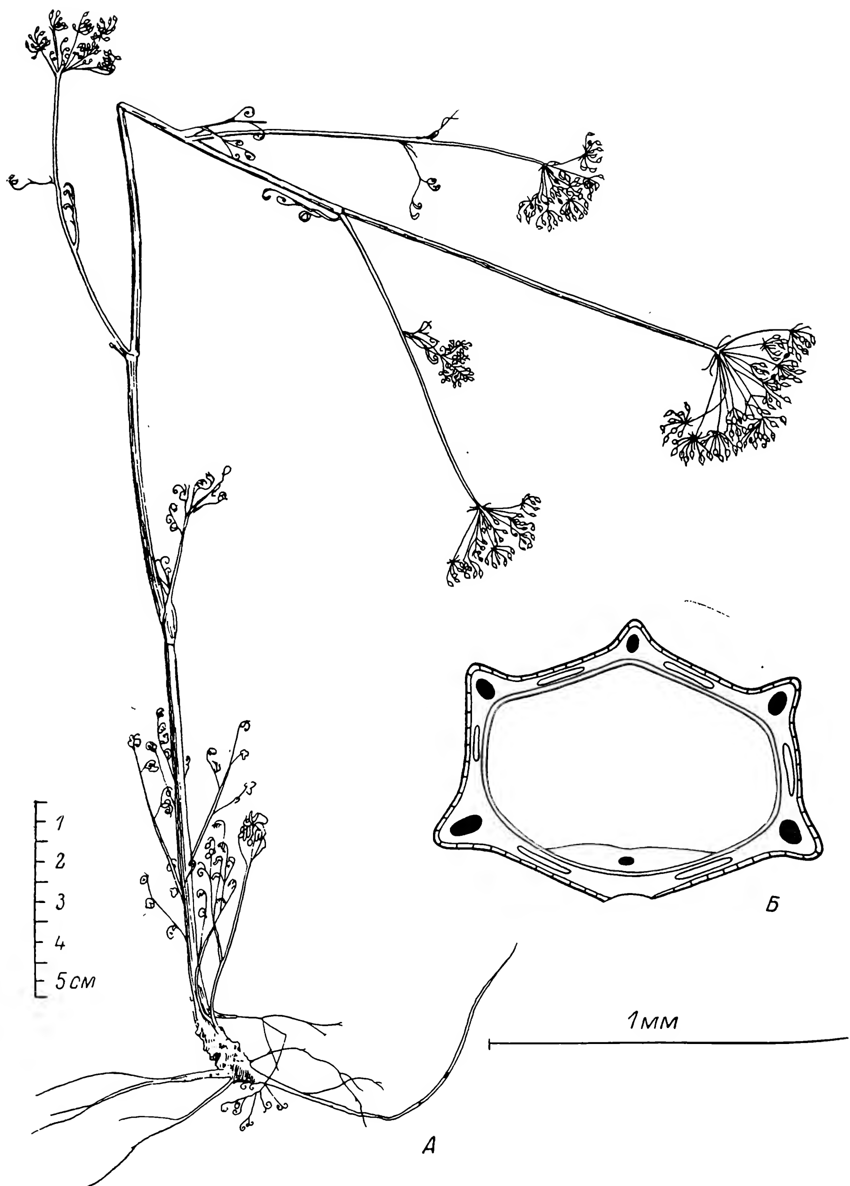


Рис. 1. *Neopaulia alaica.*

Здесь и на рис. 2: *А* — внешний вид растений (*typus*), *Б* — схема поперечного среза мерикарпия.

alba, ovalia vel obovata, ad 1—1.3 mm lg., apice vix emarginata, attenuata et inflexa, breviter unguiculata, canalibus secretoriis solitariis instructis. Fructus fusco-brunnei, glabri, ovoidei, lateraliter subcompressi; carpophoris fere ad basin bipartitis; commissuris angustis. Mericarpia ambitu dorso ovata-lanceolata, 2.2—2.5 mm lg., 1—1.1 mm lt.; juga aequalia breviter alata; stylopodiis capitatis, fuscescentibus; stylodiis ad 0.9—1.1 mm lg., dorso reflexa; cellulis exocarpii membranis exterioribus valde convexis, separatis mamillas formantibus; vittis vallecularibus solitariis et a latere commissurali binis; endospermiis ventre planis (рис. 1).

A f f i n i t a s. Species nostra ab omnibus reliquis speciebus Neopauliae tuberis pauciramosis, caulibus et petiolis breviter pubescentibus, involucri et involucelli phyllis herbaceis (non marginis albo-membranaceis), fructibus deminutis, mericarpiis vittis vallecularibus solitariis, jugis cellulis fissuratim porosis destitutis; a *N. ovczinnikovii* insuper foliis radicalibus lobis terminalibus linearibus differt.

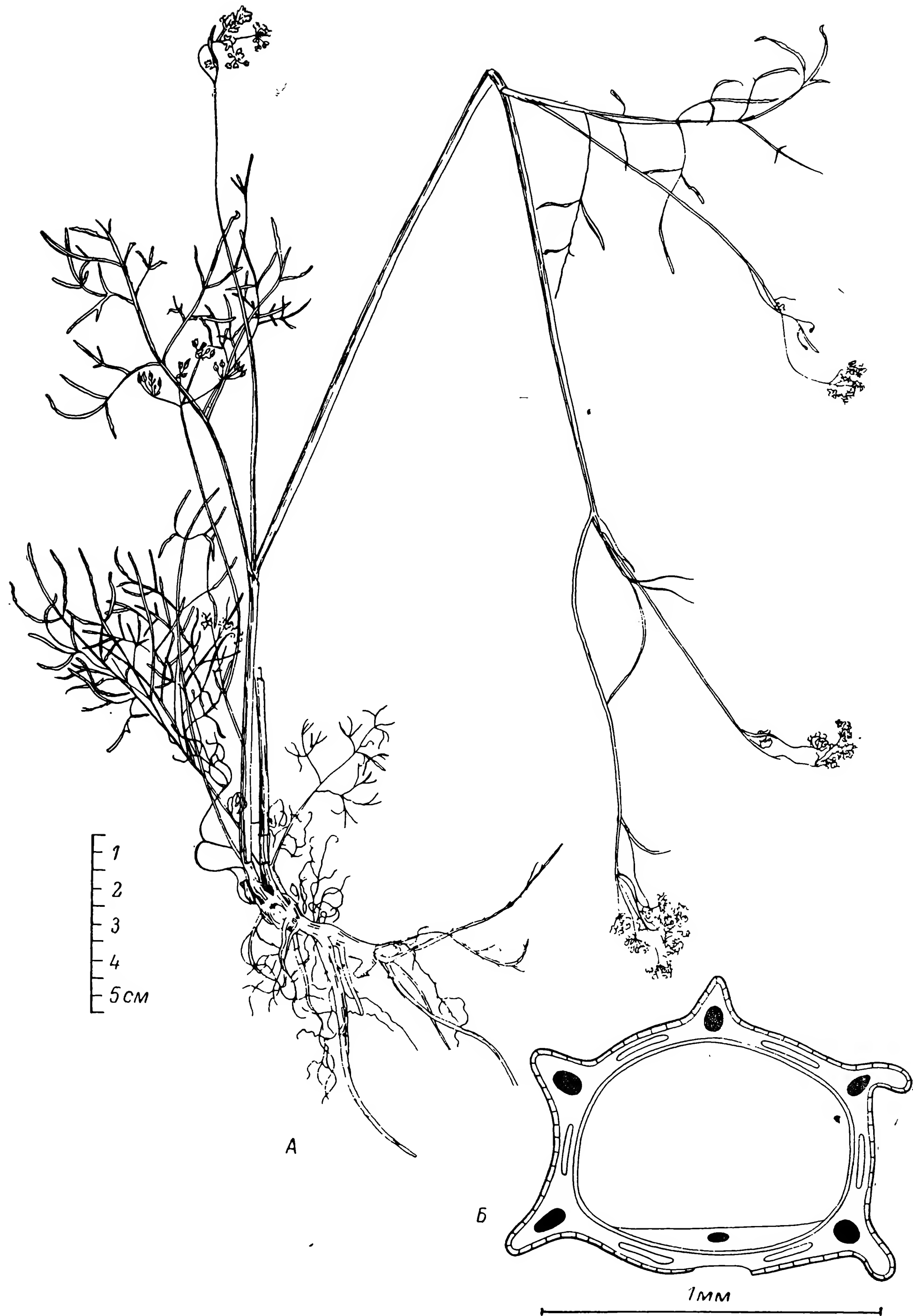


Рис. 2. *Seselopsis pusilla*.

Typus: «Kirghizia, jugum Alaicum, in gypsaceis rubroarenosis inter oppida Osch et Naukat, trajectum Chokmak, prope pagum Uschbai, n° 365, 16 VII 1981, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, T. V. Lavrovä» (LE, isotypi — MW, MHA).

Род *Seselopsis* Schischk. известен в настоящее время как монотипный (*S. tianschanica* Schischk.) и эндемичный для Северного Тянь-Шаня (хребты Кетмень и Терскей-Алатау) и прилегающей части Китайского Туркестана. Во «Флоре СССР» (Шишкин, 1950б) он помещен рядом с родами *Hymenolyma* Korov. и *Muretia* Boiss., которые отнесены нами в синонимику *Hyalolaena* Bunge

(Пименов, Клюйков, 1982) и *Elaeosticta* Fenzl (Клюйков и др., 1978) соответственно. Изучение *S. tianschanica* показывает, однако, что этот род по многим признакам, в частности по строению плода, далек как от *Hyalolaena*, так и от *Elaeosticta* и должен быть отнесен к группе *Ligusticeae* Calest.

Во время той же экспедиции 1981 г. также на северном склоне Алайского хребта был найден второй вид этого рода, который мы назвали *S. pusilla*.

Seselopsis pusilla M. Pimen. et Lavrova sp. nov. — Plantae perennes, polycarpicae, atro-fuscovirides, tota glabrae. Radix incrassata, plerumque ramificata, radicibus lateralibus funiformibus. Caules solitarii, ad basin residuis griseolo-fuscis foliorum emortuorum tecti, 20—50 cm alt., tenues, basi ad 1—3 mm in diam., cavi, teretes, superne paulo costati, in parte media corymboso-ramosi, umbellis terminalis. Folia radicalia longe petiolata; petiolis sectione transversali fistulosis, a latere adaxiali anguste emarginatis, fasciculis conductoriis periphericis, sclerenchimis inanibus; laminis ambitu triangulatis, bitriternatisectis; segmentis primariis basalibus longe petiolulatis, ultimis fere usque ad basin in lobulos anguste lineares, acutatos, ad 1—2 cm lg. sectis. Folia caulina foliis radicalibus similia, sensim simplificata, suprema laminis integris lanceolatis, vaginis elongatis angustis fultis. Umbellae involucri phyllis vulgo nullis vel 1—2, brevibus, herbaceis, radiis 5—8, subaequilongis, ad 1.5—3.5 cm lg. Umbellulae involucelli phyllis 6—10, herbaceis, linearibus, ad 3 mm lg., 8—10-flores, pedicellis 3.5—5 mm lg., inaequalibus. Dentes calycini breves, triangulati; petala alba, obovata, vix emarginata, apice incurva et tunc attenuata, canale secretorio solitario, basi breviunguiculata. Fructus glabri, a latere leviter compressi, fuscescentes, ovati, carpophoris ad basin bipartitis, commissuris angustis; mericarpiis 3.4—3.8 mm lg., ad 1.5 mm lt., dorso ambitu ovalibus vel oblongo-ellipticis, stylopodiis breviconicis, pallide brunneis, stylodiis tenuibus, filiformibus, dorso reflexis, ad 0.8 mm lg., jugis aequalibus, carinato-aliformibus, canalibus secretoriis vallecularibus solitariis, commissuralibus 2. Endospermium ventre planum (рис. 2).

A f f i n i t a s. Species nostra *Seselopsidi tianschanicae* Schischk. valde affinis, sed caulibus humilioribus (ad 50 non 80—100 cm alt.), foliis brevipedunculatis, lobis terminalibus angustioribus (0.5—0.9 mm non 1—4 mm lt.) et brevioribus (1—2 cm non 3—8 cm lg.), umbellis pauciradiatis (radiis 5—8 non 8—18), fructibus angustioribus distinguiter.

T y p u s: «Kirghizia, jugum Alaicum in systemate fluminis Gulcza, in declivibus gypsaceis inter lacum Chonkol et pagum Kolduk, n° 709, 25 VII 1981, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, M. G. Vassiljeva, T. V. Lavrova» (LE, isotypi — MW, MHA).

П а р а т и п ы (paratypi). Алайская долина в 6—7 км от пос. Суфи-Курган, близ оз. Чон-Куль, на юго-восточном склоне красных глин, № 460, 9 VIII 1962, Пучкова (ТАК); КиргССР, Ошская обл., верховья р. Тар, дол. р. Ойтал, при устье р. Акбогуз, на мелкоземе среди скал, № 595, 21 VII 1981, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева, Т. В. Лаврова, Л. П. Томкович (MW).

Находки новых видов родов *Seselopsis* и *Neopaulia* на Алайском хребте не только значительно изменяют взгляды на систематику этих конкретных родов сем. *Umbelliferae*, но очень интересны с флористической точки зрения, так как вносят существенные коррективы в представления о географических связях алайской флоры.

ЛИТЕРАТУРА

К л ю й к о в Е. В., П и м е н о в М. Г., Т и х о м и р о в В. Н. (1978). Дополнения и уточнения к систематике рода *Elaeosticta* Fenzl и близких таксонов (*Umbelliferae—Apioideae*). Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — К о р о в и н Е. П. (1973). Новые таксоны семейства зонтичных из Памиро-Алая. (Сообщ. 1). Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1 (50). — П и м е н о в М. Г., К л ю й к о в Е. В. (1979). Дополнение к роду *Paulia* Korov. (*Umbelliferae*). Вестн. МГУ, сер. Биол., 1. — П и м е н о в М. Г., К л ю й к о в Е. В. (1982). Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae — Apioideae*. Бот. ж., 67, 7. — Ш и ш к и н Б. К. (1950а). Новые виды семейства зонтичных. 2. Бот. материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, 13. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ш и ш к и н Б. К. (1950б). Род Жабрицевидка — *Seselopsis* Schischk. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — S o j á k J. (1982). Einige Bemerkungen zur Flora der UdSSR (1). Acta

Musei Nat. Pragae, 38, B, 1—2. — Zahlbruckner A. (1924). Catalogus lichenum universalis, 2. Leipzig.

Московский государственный университет. Получено 29 XII 1982.

УДК 005 : 576.16 : 582.594.2

Л. В. Аверьянов

НОВЫЙ ВИД РОДА *CYNORKIS* (*ORCHIDACEAE*) С СЕЙШЕЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

L. V. AVERYANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CYNORKIS* (*ORCHIDACEAE*) FROM THE SEYCHELLES

Приводятся диагноз и рисунок нового для науки вида — *Cynorkis seychellarum*, описанного с о. Праслен (Сейшельские острова).

Во время ботанической экскурсии на о. Праслен (Сейшельские острова) Н. Н. Цвелев — участник экспедиции на научно-исследовательском судне «Академик Вернадский» (рейс 24 в 1981 г.) — в числе прочих растений собрал образец неизвестной нам наземной орхидеи. При определении мы отнесли его к роду *Cynorkis* Thouars, известному также под названиями *Cynorchis* Thouars и *Cynosorchis* Thouars и включающему около 125 видов (Willis, 1973), бо́льшая часть которых встречается в горных районах Мадагаскара (Perrier, 1939; Bosser, 1969), около 9 видов — в тропической и южной Африке (Bosser, 1969) и лишь несколько видов — на Коморских, Маскаренских, Сейшельских и примыкающих к ним островах (Senghas, 1974). Сейшельская флора характеризуется высокой степенью эндемизма (Тахтаджян, 1978); эндемичным для нее является, по-видимому, и описываемый вид, собранный недалеко от единственного естественного местонахождения эндемичной для этих островов сейшельской пальмы *Lodoicea maldivica* (J. F. Gmelin) Pers. Морфологически *Cynorkis seychellarum* наиболее близок к широко распространенному виду *Cynorkis fastigiata* Thouars из секции *Gibbosochis* H. Perr. (Perrier, 1939), описанному без точного указания местонахождения с Мадагаскара и Маскаренских островов (Aubert du Petit-Thouars, 1822).

Приводим описание и рисунок нового вида.

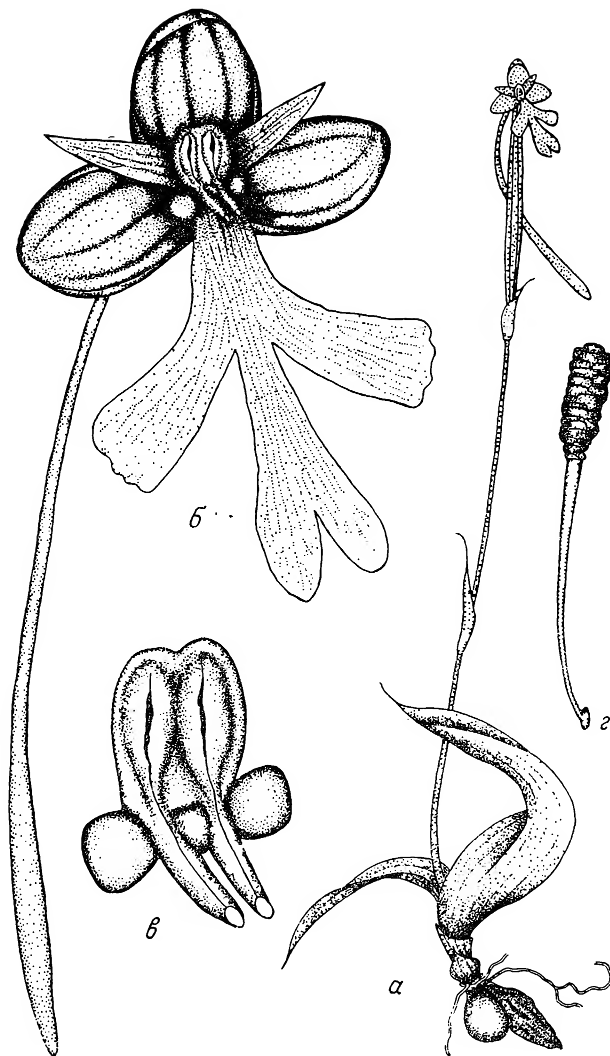
Cynorkis seychellarum Aver. sp. nov. — Planta perennis, glabra; tubera 2, parva, paulum elongata, indivisa; radices ad caulis basin, tenues; caulis 15 cm alt., prope basin folia 2 squamiformia et 2 evoluta gerens; folia evoluta lanceolata, apice acutata et aristata, carinata, incurvata, 2.5—6 cm lg. et 0.4—1.1 cm lt.; folia caulina in numero 2, minuta, bracteiformia, aristata, 1.1—1.7 cm lg.; flos solitarius (vel flores pauci?), lucide roseus, terminalis; perianthii phylla exteriora orbiculari-ovata, trinervia, 3.5—4 mm lg., 2.5—3 mm lt.; phylla 2 interiora lateralia lanceolata, 3 mm lg. et circa 1 mm lt., cuneata, apice angustata; labellum 12 mm lg. et 10 mm lt., trilobum, cruciatum, lobo medio bifido, basi in calcarem longum, tenue, apice paulo incrassatum, 27 mm lg. et circa 1 mm lt. productum; ovarium 2.5 cm lg.

Typus: Seychelles, ins. Praslin, in declivitate abrupta humida argillosa ad viam bituminosam in silva, 21 VII 1981, N 318, N. N. Tzvelev (LE).

Affinitas. A specie proxima *C. fastigiata* Thouars perianthii phyllis exterioribus et interioribus lateralibus minoribus, labelli forma et floribus lucide roseis differt.

Habitat in locis humidis umbrosis in silva in insula Praslin (Seychelles).

Многолетнее голое растение с двумя небольшими немного вытянутыми, цельными клубнями; корни у основания стебля, тонкие; стебель 15 см выс., близ основания с двумя чешуевидными и двумя вполне развитыми листьями; развитые листья ланцетные, на верхушке заостренные и остистые, килеватые,



Cynorkis seychellarum.
а — общий вид растения, *б* — цветок, *в* — строение колонки, *г* — поллинарий.

изогнутые, 2.5—6 см дл. и 0.4—1.1 см шир.; стеблевые листья в числе двух, очень мелкие, прицветниковидные, остевидно заостренные, 1.1—1.7 см дл.; цветок один (или их несколько?), светло-розовый, верхушечный; наружные листочки околоцветника округло-яйцевидные, с 3 жилками, 3.5—4 мм дл., 2.5—3 мм шир.; два листочка внутреннего круга околоцветника ланцетные, 3 мм дл. и около 1 мм шир., клиновидные, к верхушке суживающиеся; губа 12 мм дл. и 10 мм шир., трехлопастная, крестообразная, с двураздельной средней долей, при основании продолженная в длинный тонкий шпорец, немного утолщенный на конце, 2.7 см дл. и около 1 мм шир.; завязь 2.5 см дл. (см. рисунок).

Тип: Сейшельские острова, о. Праслен, на влажном глинистом обрыве к шоссе среди леса, 21 VII 1981, № 318, Н. Н. Цвелев (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *C. fastigiata* Thouars отличается более мелкими листочками околоцветника наружного круга и боковыми внутреннего круга, формой губы, а также светло-розовыми цветками.

Обитает на влажных тенистых местах в лесах о. Праслен (Сейшельские острова).

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л., (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Aubert du Petit-Thouars (1822). Histoire particuliere des plantes Orchidées recueillies sur les thoisiles australes d'Afrique, de France, de Bourbon et de Madagascar. Paris. — Bosser J. (1969). Contribution á l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar, 10. Adansonia, nov. ser., 9, 3. — Perrier de la B. H. (1939). Flore de Madagascar, 49, 1. Tananarive. — Senghas K. (1974). Die Orchideen, 5, 17—20, 6. Berlin. — Willis J. C. (1973). A dictionary of the flowering plants and ferns. 8 ed. Cambridge.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 III 1983.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (47+57)

Н. Н. Цвелев

SAGITTARIA AGINASHI (ALISMATACEAE) — НОВЫЙ ДЛЯ СССР ВИД

N. N. TZVELEV. *SAGITTARIA AGINASHI (ALISMATACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE USSR

На юге Приморского края близ побережья Посьетского залива найден еще не приводившийся для СССР японский вид *Sagittaria aginashi*. В этом же месте впервые на Дальнем Востоке обнаружен редчайший вид *Caulinia tenuissima*.

До настоящего времени для СССР приводилось 5 видов стрелолиста *Sagittaria* L. (Цвелев, 1979 : 164—167), из которых 2 — *S. platyphylla* (Engelm.) J. G. Smith и *S. latifolia* Willd. — интродуцированные или заносные растения. Однако в сентябре 1979 г. автор и Н. С. Пробатова на болоте у берега оз. Утиного между пос. Зарубино и с. Андреевка близ побережья Посьетского залива на юге Приморского края нашли еще один вид этого рода — *Sagittaria aginashi* Makino (1901, Bot. Mag. Tokyo, 15 : 104; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 127). Несмотря на тщательные поиски, нам удалось найти здесь лишь вегетативные особи с линейно-ланцетными, нестреловидными листьями, напоминающие по облику скорее особи некоторых видов частухи (род *Alisma* L.), чем стрелолиста. Не исключено, что этот вид вообще может долго оставаться в вегетативном состоянии, размножаясь небольшими клубеньками, в изобилии образующимися в пазухах листьев.

При просмотре дальневосточного материала по роду *Sagittaria* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в г. Ленинграде автор обнаружил еще несколько экземпляров *S. aginashi* из южного Приморья. Некоторые из них имели соцветия: Посьетский участок, бассейн залива Экспедиции близ с. Новокиевское, 3 VIII 1913, А. Шошин; о. Русский, на болотистых лугах, 26 VI 1921, Н. Десулави; там же, 1922, Н. Крылов; Шмаковский р-н, с. Ольховка, осоково-моховое болото, 31 VIII 1927, И. Шишкин; Хасанский р-н, долина р. Гладкой, озерко, 13 VIII 1952, В. Васильев, М. Горелкина. Так что этот вид, как оказалось, уже не раз собирали коллекторы на советском Дальнем Востоке, но принимали его за узколистную разновидность *S. trifolia* L. var. *angustifolia* (Siebold) Kitag. Несомненно встречается он также на п-ове Корея и в Северо-Восточном Китае, хотя в литературе он пока указывается только для всей территории Японии.

Основной признак, отличающий *S. aginashi* от всех других евразиатских видов родов *Sagittaria* и *Alisma*, — наличие клубеньков в пазухах листьев. Однако он хорошо отличается от близких дальневосточных видов *S. trifolia* L. и *S. natans* Pall. и по строению листовых пластинок. У листьев молодых растений они нестреловидные, ланцетные или ланцетно-линейные, довольно жесткие, у основания закругленные, в то время как у *S. natans* нестреловидными являются только погруженные в воду или плавающие на ее поверхности листья. У не имеющего плавающих листьев *S. trifolia* нестреловидными бывают только подводные листья. У более крупных, цветущих особей *S. aginashi*, образующих стреловидные листья, боковые лопасти очень узких листовых пластинок короче передней лопасти и на самой своей верхушке ясно притупленные. *S. trifolia* имеет боковые лопасти листовых пластинок всегда длиннее передней и на верхушке суженные в почти волосовидное окончание, а пластинки надводных листьев *S. natans*, если они имеются, всегда значительно более широкие. Соцветия

и цветки *S. aginashi* сходны с соцветиями и цветками *S. trifolia*, также имеют белые лепестки и желтые пыльники. Напомним, что широко распространенный в Европе вид *S. sagittifolia* L. легко отличается от всех трех вышеупомянутых видов темно-фиолетовыми пыльниками и лепестками со слабым лиловатым или розоватым оттенком.

Стоит отметить, что в единственной монографии рода *Sagittaria* (Bogin, 1955) ее автор принимает все естественно обитающие в СССР виды этого рода: *S. sagittifolia*, *S. natans*, *S. trifolia* и *S. aginashi*, за синонимы одного вида — *S. sagittifolia*, не различая в его пределах даже разновидностей. Между тем все эти виды обособлены друг от друга и имеют вполне определенные морфологию, географию и экологию. Генетически они тоже кажутся изолированными («переходов» между ними мы не видели ни в природе, ни в гербарии), хотя очень вероятно, что наиболее молодой вид *S. sagittifolia* когда-то произошел от гибридизации более древних видов *S. trifolia* и *S. natans*.

Оз. Утиное, возле которого найден *S. aginashi*, по-видимому, лагунного происхождения и быстро зарастает водной растительностью, в состав которой входят виды родов *Potamogeton* L., *Trapa* L., *Sparganium* L., *Myriophyllum* L., *Najas major* All., *Nymphaea tetragona* Georgi и др. Его берега сильно заболочены, и на сплавине вместе с *Sagittaria trifolia* встречаются многие виды, характерные для восточно-азиатских приморских болот, например *Triadenum japonicum* (Blume) Makino, *Lobelia sessilifolia* Lamb., *Eriocaulon ussuriense* Koern. ex Regel, а также очень спорадично распространенный болотный вид *Leucanthemella linearis* (Matsum.) Tzvel. и некоторые широко распространенные виды бореальных болот, например *Thelypteris palustris* Schott, *Galium trifidum* L., *Utricularia intermedia* Hayne.

Отметим еще, что в небольшом лагунном водоеме с песчаным дном между оз. Утиным и берегом Посьетского залива мы впервые для Дальнего Востока нашли редчайший вид *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. Во всей Восточной Азии он был до настоящего времени известен только с о. Хоккайдо в Японии, откуда был вторично описан под названием *Najas yezoensis* Miyabe. Интересно, что в этом водоеме *Caulinia tenuissima* встречается вместе с редким на Дальнем Востоке рдестом *Potamogeton pusillus* L. (=*P. panormitanus* Biv.-Bern.), именно с тем видом, с каким он обычно отмечается в своих классических местообитаниях у северного побережья Финского залива. Прежние указания *Caulinia tenuissima* для Дальнего Востока — в бассейне Амура (Колесникова, 1965; Цвелев, 1976) — относятся к другому виду, который был описан под названием *C. amurensis* (Tzvel.) Tzvel. (1979, Новости сист. высш. раст., 16 : 208), но, как мы выяснили в самое последнее время, тождествен описанному из Японии виду *C. japonica* (Nakai) Nakai (1943, Ord., Fam., etc. : 213; =*Najas japonica* Nakai, 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 853). *C. tenuissima* и *C. japonica* внешне сходны, но хорошо различаются по форме плодов.

ЛИТЕРАТУРА

Колесникова Т. Д. (1965). Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* L. в СССР и их значение для палеогеографии четвертичного периода. Бот. ж., 50, 2. — Цвелев Н. Н. (1976). Заметка о роде *Najas* L. в СССР. Нов. сисг. высш. раст., 13. — Цвелев Н. Н. (1979). Сем. *Alismataceae* Vent. — частуховые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Bogin C. (1955). Revision of the genus *Sagittaria*. Mem. New York Bot. Gard., 9, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 II 1983.

УДК 581.9 (47+57) : 582.662

А. Н. Титов

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИДЫ РОДА *CHAENOTHECOPSIS*

A. N. TITOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *CHAENOTHECOPSIS* IN THE FLORA OF THE USSR

Впервые для флоры СССР приводятся 3 вида рода *Chaenothecopsis*. Даны описание видов, их экология и географическое распространение.

Во время флористических исследований лишайников в 1979—1982 гг., а также в результате обработки гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР нами было обнаружено несколько новых для флоры СССР видов порошкоплодных лишайников. Часть данных была опубликована ранее (Титов, 1983).

Chaenothecopsis debilis (Turn. et Borr. in Schaer.) Tibell, Symb. Bot. Upsal. 21, 2, 1975 : 45. — *Calicium debile* Turn. et Borr. in Schaer. Naturw. Anz. allg. Ges. gen. Naturw. 5, 1821 : 36.

Слоевище погружено в субстрат. Фикобионт отсутствует. Апотеции черные, (0.60) 0.70—(0.85)—0.90 (1.20) [1] мм высотой, без налета. Ножки апотециев (0.060) 0.065—(0.070)—0.075 (0.080) мм толщиной. Наружные слои ножки состоят из темных, плотно переплетенных гиф, внутренние — из более светлых, рыхло расположенных гиф, направленных параллельно поверхности ножки. Головки взрослых апотециев линзовидные, 0.10—0.15 мм в диам. Эпитеций и верхняя часть ножки обычно с красноватым оттенком. Сумки цилиндрические, 35.0—37.5×2.6—3.0 мкм, содержат по 8 спор, расположенных в один ряд. Апикальное утолщение сумок пронизано узким каналом, что соответствует, по A. Schmidt (1970), типу *Chaenothecopsis*. Споры двуклеточные, эллипсоидные, (4.50) 4.75—(5.00)—6.75 (7.00)×(1.20) 1.50—(2.00)—2.25 (2.50) мкм, с гладкой оболочкой.

Эпитеций и поверхностные слои ножки при действии KOH и HNO_3 краснеют.

На древесине *Picea* sp.

СССР: Закарпатская обл., г. Печеринск, Ставненское лесничество, 600 м над ур. м., 10 IX 1961, Е. Г. Ромс.

Ch. debilis является редким видом. Его единичные находки известны из Европы и Северной Америки (Zahlbruckner, 1922; Tibell, 1975).

Chaenothecopsis nana Tibell, Publ. Herb. Univ. Upsal. 4, 1979 : 4.

Слоевище погружено в субстрат. Фикобионт отсутствует. Апотеции черные, (0.20) 0.25—(0.32)—0.40 (0.45) мм высотой, без налета. Ножки апотециев (0.019) 0.020—(0.025)—0.029 (0.031) мм толщиной, типа *Chaenothecopsis* (Schmidt, 1970). Головки взрослых апотециев сферические, (0.09) 0.10—(0.12)—0.15×(0.20) мм в диам. Эксципул развит слабо. Сумки цилиндрические, 36.25—40.60×2.90—3.48 мкм, содержат по 8 спор, расположенных в один ряд под углом к поверхности сумки. Апикальное утолщение сумок пронизано узким каналом. Споры одноклеточные, эллипсоидные, (3.50) 4.06—(4.64)—5.30 (5.90)×(2.00) 2.10—(2.32)—2.65 (3.00) мкм, с гладкой оболочкой (см. рисунок, *1*).

На коре, древесине и тонких веточках *Larix gmelinii*.

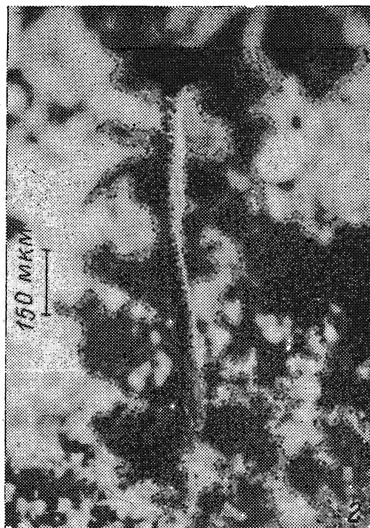
СССР: Красноярский край, Таймырский авт. окр., Дудинский р-н, северо-запад плато Путорана, северный берег оз. Капчук, 18 VIII 1982, А. Н.Титов, № 303.

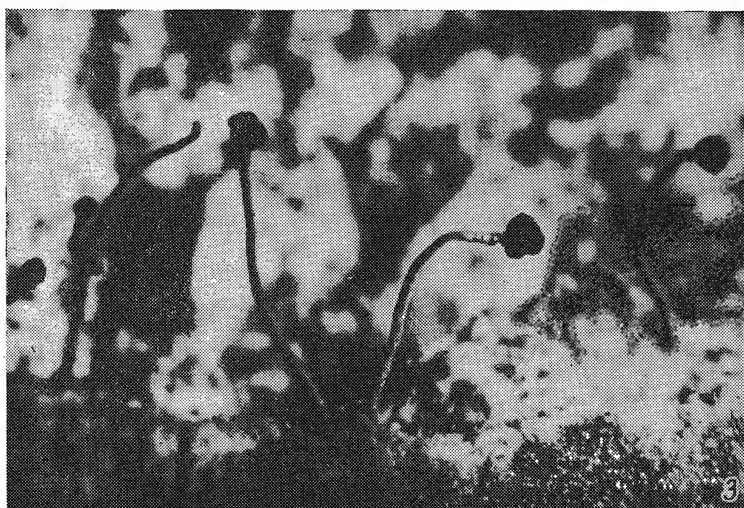
Ch. nana, вероятно, является одним из наиболее распространенных лишайников на территории СССР. Этот вид в изобилии встречается на коре и древесине хвойных пород в Скандинавии и Северной Америке, обычно в смеси с другими калициевыми лишайниками (Tibell, 1981).

Ранее *Ch. nana*, по-видимому, определялся как *Mycocalicium parietinum*, от которого он отличается строением сумок, расположением спор в сумках, а также экологией. Апикальное утолщение сумок *M. parietinum* не пронизано

[1] Измерения проводили в соответствии с методикой, принятой в лихенологических исследованиях (Tibell, 1981).







1 — апотеции *Chaenothecopsis nana* на вертикальной поверхности пня *Larix gmelinii*; *2*, *3* — *Ch. viridialba* (*2* — внешний вид апотеция, *3* — слоевище с апотециями).

каналом, споры у этого вида ориентированы параллельно поверхности сумки. Кроме того, *M. parietinum* встречается в основном на древесине лиственных и хвойных пород деревьев, обычно в сухих и хорошо освещенных условиях.

Chaenothecopsis viridialba (Krempelh. in Arnold) Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg 13, 1970 : 143. — *Calicium viridialbum* Krempelh. in Arnold, Flora 53, 1870 : 482.

Слоевище погружено в субстрат. Апотеции ассоциированы с колониями свободных водорослей порядка *Chlorococcales*. Апотеции (0.80) 1.00—(1.25)—2.05×(3.50) мм высотой. Ножки апотециев (0.060) 0.075—(0.080)—0.098 (0.100) мм толщиной, типа *Chaenothecopsis*, полностью покрыты плотным белым налетом. Головки апотециев черные, линзовидные, без налета, 0.20—0.30 мм в диам. Эксципул развит слабо. Сумки цилиндрические, 40.5—43.8×3.10—3.35 мкм, содержат по 8 спор, расположенных в один ряд. Апикальное утолщение сумок пронизано тонким каналом. Споры одноклеточные, эллипсоидные, с заостренными концами, (5.80) 6.67—(7.25)—7.54 (8.12)×(1.74) 2.32—(2.61)—2.80×(2.95) мкм, с гладкой оболочкой (см. рисунок, *2*, *3*).

Головки апотециев при действии KOH зеленеют.

Среди корней и на коре при основании ствола *Larix gmelinii*, в сырых и затененных условиях.

СССР: Красноярский край, Таймырский авт. окр., Дудинский р-н, северо-запад плато Путорана, северный берег оз. Капчук, 10 VIII 1982, А. Н. Титов, № 300.

Ch. viridialba нередок в Европе и Северной Америке (Zahlbruckner, 1922; Vainio, 1927; Tibell, 1975).

ЛИТЕРАТУРА

Т и т о в А. Н. (1983). Редкие виды порошкоплодных лишайников Северо-Запада РСФСР. Нов. сист. низш. раст., 20. — S c h m i d t A. (1970). Anatomisch-taxanomische Untersuchungen an europäischen Arten der Flechtenfamilie *Caliciaceae*. Mitt. Staatsinst. Allgem. Bot. Hamburg, 13. — T i b e l l L. (1975). The *Caliciales* of boreal North America. Symb. Bot. Upsal., 21, 2. — T i b e l l L. (1981). Comments on *Caliciales* exsiccatae. II. Lichenologist, 13, 1. — V a i n i o E. (1927). Lichenographia Fennica. III. Acta Soc. F. Fl. Fenn., 57, 1. — Z a h l b r u c k n e r A. (1922). Catalogus Lichenum Universalis, 1. Leipzig.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XII 1982.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 : 53 (47+57)

С. М. Стойко

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ, УНИКАЛЬНЫХ И ТИПИЧНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ[1]

S. M. STOIKO. ECOLOGICAL BASES OF CONSERVATION OF RARE, UNIQUE AND TYPICAL PHYTOCOENOSIS

Определены задачи новой отрасли ботанических наук — фитосозологии, которая должна изучать процессы синантропизации растительного мира, разрабатывать способы охраны фитогенофонда и фитоценофонда и рационального использования растительных ресурсов. Установлены 7 фитосозологических категорий редких, уникальных и типичных фитоценозов и предложена их интегральная оценка при помощи синфитосозологических индексов. Обоснована необходимость составления Зеленых книг раритетных сообществ, атласов их распространения, предложены мероприятия для их охраны.

Естественный процесс развития флоры и растительности, характерный для доагрокультурного периода, в наше время глобального техногенного воздействия на природные ландшафты подвергается существенным изменениям. Они предопределяют новые тенденции развития флоры и растительности, проявляющиеся в обеднении видового состава флоры, сокращении до критического уровня площадей природных фитоценозов, снижении их биологической продуктивности и гомеостаза, а также важных средообразующих, защитных и общественно полезных функций. В Красную книгу Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) внесены 25 000 видов цветковых растений — 10% всех видов данной группы (Jackson, 1982). В промышленно развитых странах Средней и Западной Европы уже исчезли 1.1—4.5% видов аборигенной флоры, в угрожающем состоянии находятся 10—20% и более (табл. 1). Сравнивая возрастающие темпы обеднения фитогенофонда в связи с промышленным развитием индустриальных стран, H. Sukopp (1978) делает неутешительный прогноз: в ближайшие 100—200 лет возможно исчезновение многих тысяч (быть может, десятков тысяч) видов растений. Имеются основания утверждать, что в послеледниковый период темпы вымирания биологических видов впервые стали превышать темпы их эволюции.

Еще более разительные изменения произошли в растительном покрове и структуре природных ландшафтов Земли, экологические последствия которых освещены в ряде ботанических работ (Колесников, 1976; Горчаковский, 1979; Стойко, 1980; Малышев, 1981). За исторический период площадь лесов в мире сократилась на 60—65%. По данным палеогеографов, в Западной Европе лесистость составляла в 900 году примерно 70%, а сейчас — всего лишь 25. В наше время темпы вырубки лесов возрастают. На планете ежегодно вырубаются леса на площади 10 000 км^2 (Vyskot, 1982). Особая опасность грозит в этом отношении тропическим лесам с их исключительно богатым и разнообразным генофондом, изученным еще далеко не полностью и не включенным в хозяйственное использование. Интенсивная вырубка лесов явилась причиной эрозионных процессов. За период развития цивилизации около 2 млрд. га пахотных земель стали бесплодными. Площадь девастированных угодий составляет сейчас 3% суши (Рябчиков, 1972).

[1] Статья представляет собой изложение доклада автора «Интегральная экологическая и созологическая оценка редких видов растений и растительных сообществ» на годичной сессии научных советов АН СССР и АН УССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Ужгород, 1981).

ТАБЛИЦА 1

Состояние охраны фитогенофонда в СССР (в целом), УССР, БССР и некоторых промышленно развитых странах Средней и Западной Европы («Красная книга СССР», 1978; «Червона книга Української РСР»; 1980; «Чырвоная кніга Беларускай ССР», 1981; Kovács, Priszter, 1977; Kovács, 1981; Sukopp, 1978; Rauschert et al., 1978; Holub, et al., 1979)

Страна	Общее число видов цветковых и папоротникообразных	Включено в Красные книги	Число исчезнувших видов	Число видов, находящихся в угрожаемом состоянии: критическом	сильно угрожаемом	слабо угрожаемом
СССР	21000	444/2.1	—	—	—	—
УССР	4060	151/3.7	—	—	—	—
БССР	1550	85/5.5	—	—	—	—
Великобритания	1655	—	—/1.1	—/2	—/4.5	—/10.4
Бельгия	1300	—	—/4.5	—/5.5	—/14.5	—
ФРГ	2667	—	58/2.2	161/6	175/6.6	428/16
Западный Берлин (окрестности)	965	—	116/12	—	405/42	—
ГДР	1842	—	56/2.4	180/7.7	170/7.2	333/18.8
ЧССР (Чехия, Моравия)	1900	—	76/4	267/14	240/13	570/30
ВНР						
Вся страна	—	—	17 (19)/1	—	—	—
Окрестности Будапешта	1300	—	100/7	80/6		

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — в процентах; прочерк означает отсутствие данных.

Сокращение растительного покрова, снижение общей биологической продуктивности, уменьшение газовой функции зеленых растений суши и Мирового океана в результате его загрязнения, катастрофическое обеднение генофонда и фитоценофонда не могут не сказаться на экологической стабильности биосферы и ее функционировании. Трансформируя световую энергию Солнца, зеленые растения являются биоэнергетическим базисом всех трофических связей в биосфере, а следовательно, основой ее эволюции и организованности, в понимании В. И. Вернадского (1926), поэтому охрана растительного мира — важная глобальная экологическая проблема. Для ее решения как весьма актуальная формируется специальная научная отрасль, названная нами «фитосозологией» — от греческого «содзо» — спасать, охранять (Стойко, 1973). Фитосозология призвана исследовать причины и следствия процессов синантропного и техногенного воздействия на растительный мир Земли, разрабатывать теоретические и практические вопросы охраны фитогенофонда (аутфитосозология), фитоценофонда (синфитосозология), а также ценных в научно-природоведческом и народнохозяйственном отношениях фитоценотических комплексов (территориальная фитосозология), обосновывать рациональное использование и восстановление растительных ресурсов (ресурсная, или экономическая, фитосозология).

Под генетическим фондом растений следует понимать всю биологическую совокупность генетического пула (генетического разнообразия), образовавшуюся в процессе эволюции биологических видов и обеспечивающую их дальнейшее развитие в биосфере. Фитогенофонд и зоогенофонд составляют биогенофонд биосферы. Под фитоценотическим фондом понимается совокупность всех фитоценотических таксонов, т. е. всего фитоценотического разнообразия растительного покрова, образовавшегося в различных экологических условиях в процессе филоценогенеза, которое обеспечивает нормальное функционирование и развитие фитоценотических комплексов. Фитоценофонд и зооценофонд составляют биоценофонд автотрофного и гетеротрофного блоков биосферы. Задачи охраны фитоценофонда и фитогенофонда должны решаться совместно, так как известно, что сохранение редких, уникальных и типичных фитоценозов обеспечивает экологические условия, необходимые для произрастания редких, исчезающих и обыкновенных видов. В свою очередь охрана последних является необходимой биогеоценотической предпосылкой нормального функционирования фитоценозов. Этот принцип экологической взаимосвязи между фитогенофондом и фитоценофондом необходимо иметь в виду при пассивных и активных формах их охраны в системе заповедников или в хозяйственных комплексах.

Фитосозологическое определение редких, уникальных и типичных фитоценозов и мотивы их охраны

На начальном этапе развития природоохранной концепции в биологической литературе и природоохранной практике основное внимание уделялось охране редких и исчезающих таксонов. По мере проникновения экологических принципов в область охраны природы и развития системной природоохранной концепции стала аргументироваться необходимость сохранения не только исчезающих биологических видов, но также редких и уникальных фитоценозов (Medwecka-Kornaś, 1971; Колесников и др., 1974; Čeřovský, 1977; Kovács, Priszter, 1977). Известно, что длительный филоценогенез, проходивший при различных сочетаниях экологических факторов, способствовал усовершенствованию ценотической структуры естественных фитоценозов, характеризующихся высоким уровнем организованности, а следовательно, и гомеостазом. В отличие от искусственно создаваемых сообществ природные ценозы способны к самовосстановлению даже при влиянии возбуждающих факторов или после воздействия экстремальных стихийных процессов, поэтому они играют существенную роль в поддержании экологически сбалансированного состояния ландшафтов. Следовательно, весьма актуальны создание культурных лесных, луговых и других сообществ, а также реконструкция не соответствующих экологическим условиям сообществ по образцу коренных фитоценозов. В связи с этим необходимо сохранять не только редкие и уникальные, но и типичные сообщества, являющиеся естественными эталонами для различных отраслей народного хозяйства, связанных с использованием растительных ресурсов.

Группа редких фитоценозов включает первично и вторично редкие (Милкина, 1975). К первым относятся сообщества, площадь которых сократилась под влиянием естественных факторов — климатических, почвенных, литогенных, гидрогенных и др. В большинстве случаев они имеют локальное распространение и приурочены к специфическим экологическим условиям (стенолокальные фитоценозы). Важнейшие мотивы их охраны — фитоисторический (охрана фитоценозов, включающих реликтовые виды, а также сообществ, сохранившихся в послеледниковых рефугиумах), ботанико-географический (охрана фитоценозов на границе ареала или высотного распространения видов, а также включающих эндемичные таксоны), филоценогенетический (охрана фитоценозов, представляющих интерес для изучения процесса развития фитоценотических комплексов).

Ко вторично редким фитоценозам относятся остатки коренных растительных группировок, площадь которых сократилась в результате воздействия прямых или косвенных антропогенных факторов, таких как эксплуатация земель, техническая мелиорация, пожары и др. Необходимость их охраны диктуется хозяйственно-экономическими (эталонное значение при реконструкции лесов, восста-

новление ресурсов, например, фармацевтических), экологическими (защитное значение), ландшафтно-эстетическими (эстетическое значение) мотивами.

Группа уникальных фитоценозов объединяет сообщества, эдификаторами, соэдификаторами или асектаторами которых являются виды растений, включенные в Красные книги. К ней относятся также сообщества, которые характеризуются своеобразием фитоценотических позиций компонентов, включают интересные в биологическом или хозяйственном отношениях генотипы или фенотипы, отличаются от типичных зональных фитоценозов экологической приуроченностью, уникальностью географического распространения или специфичностью структурно-функциональных особенностей и поэтому представляют интерес для фитоценологии, генетики, лесоведения, луговедения, а также для практики лесного и сельского хозяйства. Главные мотивы охраны растительных сообществ данной группы следующие: фитосозологические (охрана фитоценозов, обеспечивающих экологические условия, необходимые для сохранения включенных в Красные книги исчезающих видов растений); фитоценологические (охрана фитоценозов с редким сочетанием фитоценотипов); генетические (охрана фитоценозов, включающих особи с ценными генотипическими или фенотипическими признаками); экологические (охрана фитоценозов сформировавшихся в специфических экологических или географических условиях).

Группа типичных фитоценозов включает сообщества, отражающие типологическую структуру определенных формаций, субформаций и других синтаксономических единиц и поэтому имеющие эталонное значение. К ней относятся также особо ценные культурфитоценозы из аборигенных видов или перспективных экзотов. Важнейшие мотивы их охраны — типологические (охрана репрезентативных типов леса, типологических профилей), научно-исследовательские (охрана фитоценозов научно-исследовательского назначения, сообществ экологических мониторингов), хозяйственные (охрана фитоценозов с интересными в хозяйственном отношении биогеоценотическими или функциональными особенностями).

Фитосозологические категории растительных сообществ, подлежащих охране

В отличие от разработанных МСОП семи категорий редкости исчезающих видов растений в настоящее время еще нет общепринятых аналогичных категорий раритетных фитоценозов, в связи с чем имеются трудности в их созологической оценке и разработке дифференцированных мероприятий охраны. Проведенные специальные исследования упомянутых сообществ позволили разработать их фитосозологическую оценку и предложить на ее основе конструктивные мероприятия по охране. В качестве основных критериев такой оценки приняты следующие: наличие в составе фитоценозов таксонов, включенных в Красные книги СССР и союзных республик; исторический возраст фитоценозов; характер географического распространения фитоценотипов и современных динамических тенденций их ареалов; экологическое значение фитоценозов для охраняемых автотрофных и гетеротрофных компонентов; потенциальная способность к возобновлению фитоценозов и их ценотическая стабильность; редкость по составу фитоценотипов и их экологической приуроченности; значение для селекции, генетики, а также для решения фитоисторических, ботанико-географических и других научных задач; эталонное значение для лесохозяйственного или сельскохозяйственного производства.

На основании приведенных критериев выделяем 7 фитосозологических критериев раритетных и типичных фитоценозов.

Первая категория включает коренные фитоценозы (абсолютно, практически и условно коренные), в которых эдификаторами и соэдификаторами являются внесенные в Красные книги таксоны, сородичи культурных растений, а также другие эндемичные и реликтовые виды, подлежащие охране и отличающиеся пониженной способностью к возобновлению, неустойчивостью в ходе сукцессии с тенденцией к сокращению ареала. Занимаемая такими фитоценозами площадь сокращается в силу естественно-исторических, антропогенных

или тех и других причин и может уменьшаться до критических размеров. Это, например, третичный реликтовый фитоценотический комплекс черневых лесов на Алтае, Кузнецком Алатау и Салаирском кряже, где сохранились пихтовые леса с примесью липы, местами чистые липняки с травяным ярусом неморальных третичных реликтов; сообщества третичных реликтов — фисташки настоящей *Pistacia vera* L., платана восточного *Platanus orientalis* L., ореха грецкого *Juglans regia* L. в Памиро-Алае; редкие фитоценозы на Кавказе, компонентами которых являются каштан съедобный *Castanea sativa* Mill., хурма обыкновенная *Dyospyros lotus* L., дзельква каспийская *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch и другие третичные реликты; редкие сообщества в Крыму с участием третичных реликтов — фисташки туполистной *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., земляничного дерева красного *Arbutus andrachne* L. и др. Они требуют абсолютной охраны по фитоисторическим, ботанико-географическим, филоценогенетическим соображениям.

Вторая категория объединяет коренные фитоценозы, в которых таксоны, включенные в Красные книги, являются асектаторами, а также имеются реликтовые и эндемичные виды, подлежащие охране, отличающиеся удовлетворительным возобновлением, стабильностью ареала, устойчивостью в ходе сукцессии. Сокращение занимаемых ими площадей связано с антропогенным влиянием и может достичь критического уровня. К данной категории относятся, например, рефугиум колхидских смешанных лесов из бука восточного *Fagus sylvatica* Lipsky, дуба Гартвиса *Quercus hartwissiana* Stev., самшита колхидского *Buxus colchica* Pojark., падуба колхидского *Ilex colchica* Pojark. и других видов в Колхидской низменности в Аджарской АССР. В Карпатском регионе к ней принадлежат сообщества восточнокарпатско-балканского эндемика рододендрона восточнокарпатского *Rhododendron kotschyi* Simk., балканского эндемика сирени венгерской *Syringa josikaea* Jacq., реликтового горноевропейского вида нарцисса узколистного *Narcissus angustifolius* Curt., раннеголоценовых реликтов — сосны муго *Pinus mugo* Turra, душекии зеленой *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz и ряда других. Они требуют охраны по тем же соображениям, что и сообщества первой категории.

К третьей категории относятся коренные фитоценозы, в которых различные фитоценотипические позиции занимают обычные виды, но с пониженным эколого-биологическим потенциалом на границе ареала или высотного распространения, а также интразональные фитоценозы, заслуживающие охраны по ботанико-географическим или хорологическим соображениям. Занимаемая ими площадь сокращается в результате не только исторических причин, но и интенсивного хозяйственного влияния. К этой категории следует отнести, например, островные очаги липняков *Tilia cordata* Mill. в Кемеровской обл.; бука лесного *Fagus sylvatica* L., пихты белой *Abies alba* Mill., граба *Carpinus betulus* L. на восточной границе их ареалов в Подолии, Ополье, Среднеднестровской лесостепи на Украине, в Белоруссии; раритетные сообщества липы серебристой *Tilia argentea* Desf. ex DC., ясеня белоцветного *Fraxinus ornus* L., дуба бургундского *Quercus cerris* L. на северо-восточной границе в закарпатском вулканическом холмогорье.

Четвертая категория включает фитоценозы, эдификаторы или компоненты которых экологически или консорционно связаны с охраняемыми представителями животного мира и поэтому способствуют сохранению зоогенофонда. Это могут быть лесные, луговые и торфяно-болотные фитоценозы, необходимые для сохранения редких видов лесной, водно-болотной и прочей фауны (болотная черепаха, бобр, выдра, широкопалый рак, черный аист, большая белая цапля, редкие виды энтомофауны). К ним относятся также лесные, луговые и болотные фитоценозы с благоприятными экологическими условиями для развития не включенных в Красные книги, но редких видов высших и низших растений в соподчиненных ярусах, например редких видов папоротников, мхов, лишайников, грибов.

Пятая категория включает коренные фитоценозы с редким, но интересным в фитоценологическом или хозяйственном отношениях сочетанием фитоценотипов, а также фитоценозы, имеющие научно-исследовательское или хозяйственно-эталонное значение. В Карпатском регионе целесообразно охранять высокопроизводительные и хозяйственно ценные раритетные субформации пих-

товых дубрав из дуба скального Abieto—Quercetum petraeae, буково-пихтовых дубрав из дуба черешчатого Fageto-Abieto-Quercetum roboris, а также такие редкие сообщества, как грабовая дубрава черемшовая Carpineto-Quercetum roboris alliosum ursinae, липовая бучина сеслериевая Tilietum parviflorae sesleriosum heuflerianae, липняк клокичково-лещиновый Tilietum platyphyllae-argenteae staphyleoso-corylosum, яворники лунариевые и листовиковые Aceretum pseudoplatanae lunariosum, A. p. phyllitidi-scolopendriosum, бучины плющевые, черемшовые, листовиковые Fagetum hederosum, F. alliosum ursinae, F. phyllitidi-scolopendriosum, сообщества скополии Scopolietum carniolicae и др.

В данную категорию следует также включить фитоценозы экологических мониторингов, а также сообщества, имеющие эталонное значение для лесного хозяйства, например, модельные типы леса, типологические профили. Они заслуживают охраны по геоботаническим, научно-исследовательским и хозяйственным мотивам.

К шестой категории отнесены культурфитоценозы из перспективных интродуцированных или аборигенных видов, имеющие экспериментальное или хозяйственно-эталонное значение. Так, например, на Кавказе заслуживают охраны высокопроизводительные культурфитоценозы секвойи вечнозеленой *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. в районе Мацесты, имеющие в 40 лет запас древесины 1000 м³/га; криптомерии японской *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don в Кобулетском лесхозе в Закавказье, запас древесины которой в 35 лет равен 580 м³/га, что в 2 раза больше, чем у местных хвойных пород (Лапин, 1982). В Карпатском регионе подлежат охране сообщества лжетсуги Мензиеса *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, которая в Перечинском лесокомбинате в возрасте 60 лет имеет запас древесины 928 м³/га, каштана съедобного *Castanea sativa* и др. Такие сообщества имеют не только эталонное значение, но являются ценными лесосеменными участками. Основные мотивы их охраны — научно-исследовательский, хозяйственный.

Седьмая категория объединяет фитоценозы, в которых различные фитоценотипические позиции занимают обычные виды, ставшие редкими в результате воздействия не естественно-исторических, а антропогенных или стихийных факторов (приисковые рубки, чрезмерная эксплуатация, пожары, инвазия энтомовредителей или грибных заболеваний). Последние могут обусловить сокращение их распространения на всем ареале до критического уровня. В эту категорию следует включить, например, фитоценозы с участием береки *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, черешни *Prunus avium* L. и других диких плодовых, сообщества ценных лиственных или хвойных пород, лекарственных или декоративных растений (*Adonis vernalis* L., *Valeriana angustifolia* Tausch, *V. nitida* Kr., *Convallaria majalis* L. и др.). Они требуют охраны по лесохозяйственным и экономическим мотивам.

На первом этапе охраны раритетных фитоценозов следует, подобно тому как это уже сделано в отношении редких и исчезающих видов растений, составить их региональные списки, которые послужат основой для подготовки республиканских и всесоюзной «Зеленых книг». Впоследствии необходимо подготовить республиканские и общесоюзный атласы распространения редких, уникальных и типичных фитоценозов. Эти материалы будут иметь важное природоохранное, геоботаническое, ботанико-географическое и хозяйственное значение.

Синфитосозологическая оценка подлежащих охране редких и уникальных фитоценозов

В настоящее время еще нет общепринятых критериев, при помощи которых можно было бы дать интегральной созологическую оценку раритетных фитоценозов, что затрудняет разработку научных основ и практических мероприятий их охраны. Ее можно сделать лишь на основании признаков растительных сообществ, отражающих экологические условия, в которых они сохранились, и характеризующих те фитоценотические и структурно-функциональные особенности, от которых зависит их сохранность.

Сравнительное фитоценологическое изучение подлежащих охране растительных сообществ позволило выделить 15 таких признаков (табл. 2). Каждый

ТАБЛИЦА 2

Синфитосозологическая оценка редких и уникальных фитоценозов, подлежащих охране (на примере Украинской ССР)

Синфитосозологический признак фитоценоза	Коэффициент значимости признака	Синфитосозологическая оценка признака, баллы			
		4	3	2	1
Фитосозологическое значение для СССР, УССР	10.0	Эдификатор или соэдификатор, включен в «Красную книгу СССР»	Эдификатор или соэдификатор, включен в «Красную книгу УССР»	Асектатор, включен в «Красную книгу СССР»	Асектатор, включен в «Красную книгу УССР»
Ботанико-географическое и историческое значение (на основании видового состава)	8.0	Включает узкий эндемик и реликт	Широкий эндемик и реликт	Реликт или эндемик	Вид на границе ареала
Характер уникальности — для СССР, УССР, отдельных геоботанических округов (ГО) и геоботанических районов (ГР)	6.0	СССР	УССР	ГО УССР	ГР УССР
Природоохранная категория	4.0	I	II	III—IV	V—VII
Число локалитетов	2.0	1	2—5	6—10	>10
Занимаемая площадь, га	1.9	<1	1—20	21—100	>100
Стабильность экологических условий	1.8	Относительно удовлетворительная	Удовлетворительная	Относительно стабильная	Стабильная
Научное значение	1.7	Чрезвычайное	Большое	Среднее	Незначительное
Народнохозяйственное значение	1.6	»	»	»	»
Восстановительный потенциал (на основании показателей генеративного и вегетативного возобновления)	1.5	Очень слабый	Удовлетворительный	Хороший	Очень хороший
Стабильность в сукцессионном отношении	1.4	Очень лабильная	Лабильная	Относительно стабильная	Стабильная
Степень натуральности	1.3	Абсолютно коренная	Практически коренная	Условно коренная	Искусственная
Стохетолерантность (повреждение биотическими и абиотическими факторами)	1.2	Повреждаемая	Относительно устойчивая	Устойчивая	Очень устойчивая
Антропотолерантность	1.1	Слабая	Средняя	Высокая	Очень высокая
Демонстрационное (эталонное) значение	1.0	Большое	Среднее	Незначительное	Не имеет

из них имеет определенное количественное и качественное значение, оценка которого дается нами при помощи 4-балльной шкалы. Поскольку созологические признаки фитоценозов по своей природоохранной сущности неравноценны, вводится коэффициент их значимости, определяемый эмпирически.

Для комплексной созологической оценки раритетных фитоценозов и обоснования практических охранных мероприятий необходимо учесть фитосозологическую значимость всех важнейших признаков растительных сообществ. Для этой цели предлагается пользоваться синфитосозологическим индексом как интегральным показателем такой значимости. Близкий принцип для оценки редких видов растений на основании пяти групп фитосозологических критериев предложил J. Čeřovský (1977).

Синфитосозологический индекс будет равен сумме показателей созологической оценки признаков (Сп), каждый из которых умножается на коэффициент

их созологической значимости (К). Полученная сумма делится на количеств признаков (n), принимаемых во внимание при общей созологической оценке подлежащих охране фитоценозов (в нашем случае n равно 15),

$$\text{СФИ} = \frac{\text{СпК} + \text{Сп}_1\text{К}_1 + \text{Сп}_2\text{К}_2 +}{n} \ldots$$

Синфитосозологические индексы редких и уникальных фитоценозов позволяют провести математически выраженные сравнения их природоохранной значимости и обосновать дифференцированные мероприятия по охране. На основании показателей индексов от 3 до 12 единиц редкие и уникальные фитоценозы разделены на 5 классов. Фитоценозы, отнесенные к I—III классам, отличающиеся наибольшими природоохранной значимостью и антропогенной уязвимостью, желательно охранять в системе природно-заповедного фонда; фитоценозы IV—V классов можно охранять на территории соответствующих ведомств, где они произрастают.

Способы сохранения редких и типичных фитоценозов

Основные принципы, которые необходимо принимать во внимание при обосновании охранных мероприятий редких и типичных фитоценозов — экологический, филоценогенетический и ландшафтный. Экологический принцип заключается в обеспечении благоприятных экологических условий (почвенных, гидрологических) для нормального функционирования охраняемых фитоценозов, их автотрофных и гетеротрофных компонентов. Филоценогенетическим и ландшафтным принципами следует руководствоваться при обосновании оптимальной площади, необходимой для прохождения естественного развития охраняемых сообществ во времени. Особое внимание следует уделять ландшафтной компактности, геохимической и экологической автономности площади предлагаемых к охране фитоценозов. Для обеспечения такой автономности в горных условиях необходимо охранять весь геохимически сопряженный комплекс фитоценозов, включающий его автономную, транзитную и подчиненную части, поэтому оптимальная площадь охраняемых ботанических объектов в горных регионах должна быть большей, чем в равнинных.

Охрана фитоценофонда может быть обеспечена при помощи косвенных, прямых пассивных и активных способов.

Способы охраны редкого фитоценофонда

Косвенные

Наблюдения за антропогенными изменениями в растительном покрове регионов и их прогнозирование; учет редких фитоценозов и фитосозологический контроль за их функционированием; экологический контроль за условиями редких фитоценозов; специальная хозяйственно-территориальная планировка ландшафтов (при лесоустройстве, землеустройстве) с выделением для охраны площадей, занимаемых редкими фитоценозами; профилактическая охрана редких фитоценозов от отрицательного стихийного (пожары, сели, эрозия, снежные лавины) или антропогенного (химическое загрязнение, рекреационный пресс) воздействий; правовые нормы охраны.

Прямые пассивные

Охрана при помощи заповедного режима; охрана при помощи заказного режима; отнесение раритетных фитоценозов в защитную категорию (первая группа лесов, защитные субальпийские и леса на крутых склонах).

Прямые активные (регулируемые)

Биотехнические мероприятия (исключение из эксплуатационного фонда, охрана от грибных заболеваний, энтомовредителей); содействие естественному возобновлению; культивирование фитоценозов-аналогов в идентичных экологи-

ческих условиях; целевая оптимизация места произрастания редких фитоценозов.

Косвенные способы должны базироваться на тщательном геоботаническом исследовании территории и таких территориальном планировании местности и экологическом обосновании природопользования, которые позволили бы в максимальной мере поддерживать фитоценотическую гетерогенность растительного покрова.

Наиболее надежной формой прямой пассивной охраны фитоценозов является включение занимаемых ими площадей в природно-заповедный фонд. Это относится в первую очередь к фитоценозам первой, второй и третьей фитосозологических категорий и I, II, III классов природоохранной значимости. Поскольку в данном случае речь идет о небольших участках, их надежную охрану можно обеспечить не только в заповедниках и заказниках, но также в фитоценотических резерватах. Такие объекты площадью 100—1000 га оправдали себя в Карпатском регионе. Категорию резерватов природы целесообразно включить в систему государственного природно-заповедного фонда СССР.

Наравне с пассивной охраной фитоценозов нужно практиковать и активные, или регулируемые, меры охраны. В таких мерах нуждаются в первую очередь раритетные фитоценозы, сохранившиеся в экстремальных экологических условиях или на границах ареалов видов. В связи с изменением в степном биоме состава гетеротрофных компонентов и традиционных методов хозяйства применение в степных заповедниках наравне с пассивной охраной различных методов активной охраны фитоценофонда рекомендуют Г. И. Билык и В. С. Ткаченко (1973), А. М. Семенова-Тян-Шанская (1978).

Специальных косвенных мер охраны требуют редкие болотные сообщества и торфяники, чутко реагирующие на изменение экологических условий не только на занимаемых ими, но и на смежных участках. В отличие от других типов фитоценозов они в случае уничтожения невосстановимы, или же процесс их восстановления чрезвычайно длительный, что необходимо учитывать при планировании мелиоративных мероприятий в районах распространения редких болотных сообществ.

При обосновании различных мер охраны редких фитоценозов всегда следует учитывать исторический возраст, биологию и экологию их компонентов, а также современные ботанико-географические особенности их произрастания.

Для поддержания организованности биосферы как глобальной экосистемы важно сохранить все таксономическое многообразие органического мира (Тахтаджян, 1978), а также экологическое многообразие ландшафтов, необходимое для эволюции биологических видов и филоценогенеза растительных сообществ. В связи с возрастающей тенденцией синантропизации флоры и растительности в результате усиления техногенного воздействия на природную среду сохранение естественной гетерогенности фитоценофонда постоянно должно быть в центре внимания геоботаников.

ЛИТЕРАТУРА

Билык Г. И., Ткаченко В. С. (1973). К вопросу об оптимальном режиме заповедности в степных заповедниках. В кн.: Тез докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, АН УССР. — Вернадский В. И. (1926). Биосфера. Л., Научн. хим-техн. изд. — Горчаковский П. Л. (1979). Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли. Бот. ж., 64, 12. — Колесников Б. П. (1976). Проблемы охраны растительного мира. Журн. общ. биол., 37, 5. — Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Стойко С. М., Тихомиров В. Н. (1974). Актуальные вопросы охраны растительного мира. Бот. ж., 59, 10. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М., Лесная промышленность. — Лапин П. И. (1982). Соотношение аборигенных древесных растений и экзотов в рекреационных зеленых насаждениях. В кн.: VIII дендрологический конгресс социалистических стран. Тез. докл., Тбилиси. — Малышев Л. И. (1981). Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления. Биол. науки, 3. — Милкина Л. И. (1975). Географические основы заповедного дела. Изв. ВГО, 107, 6. — Рябчиков А. М. (1972). Структура и динамика геосферы. М., Мысль. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1978). Режим охраны травяных сообществ. В кн.: Растительный мир охраняемых территорий. Рига, Зинатне. — Стойко С. М. (1973).

Нова галузь науки — охорона біосфери та її завдання на Україні. Вісн. АН УРСР, 7.— С т о й к о С. М. (1980). Охрана биосферы как новая отрасль естественных наук, ее теоретические основы и главные направления исследований. Ochrana prírody, 1. Bratislava, Príroda. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Ч е р в о н а книга Української РСР. (1980). Киев, Наукова думка. — Ч ы р в о н а я кнiга Беларускай ССР. (1981). Минск, Белорусская Советская Энциклопедия. — Č e ř o v s k ý J. (1977). Ochrana rostlinného přírodního bohátství v kulturní krajině. Památky a Příroda, 2. — H o l u b J., P r o c h á z k a F., Č e ř o v s k ý J. (1979). Seznam vyhynulých endemických a ohrožených taxonů vyšších rostlin květeny ČSR. Preslia, 51. — J a c k s o n P. (1982). Priorities for survival. Environmentalist, 2, 3. — K o v á c s M. (1981). Városökologiai kutatások és a 2. europai ökologiai synposium Nyugat—Berlinben, Botánikai Közlemények, 68 Kötet, 1—2 füzet. — K o v á c s M., P r i s z t e r Sz. (1977). Védelmet kívánó növényfajaink és növénytarsulásaink. MTA Biologiai Osztály Közleményei, 20. — M e d w e c k a-K o r n a ś A. (1971). Ecologia a ochrona przyrody. Wiadomości ecologiczne, 27, 4. — R a u s c h e r t S., B e n k e r t D., H e m p e l W., J e s c h k e L. (1978). Liste der in der Deutschen Demokratischen Republik erloschenen und gefährdeten Fern- und Blütenpflanzen. Berlin, Kulturbund DDR. — S u k o p p H. (1978). Schutz für vom Aussterben bedrohte Pflanzenarten. Beih. Veröff. Naturschutz und Landschaftspflege. — V y s k o t M. (1982). Škody na lesích a životním prostředí Lesnictví, 28, 2.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
АН УССР (Львовское отделение).

Получено 15 VII 1982.

УДК 502.7 : 53 (47+57)

В. Д. Друзина, Е. Д. Мирошниченко, О. Г. Чертов

О ВЛИЯНИИ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И АЗОТА В РАСТЕНИЯХ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

V. D. D R U Z I N A, E. D. M I R O S H N I C H E N K O, O. G. C H E R T O V.
ON THE IMPACT OF INDUSTRIAL POLLUTION UPON NITROGEN AND ASH ELEMENT CONTENT IN PLANTS OF MEADOW PHYTOCOENOSIS

В зоне загрязнения Балтийской ГРЭС на поверхность почвы в год выпадает более 100 кг/га серы с большим количеством щелочной золы. Заметное увеличение содержания серы в луговых растениях не отмечается, но значительно повышается содержание азота, калия, кальция.

Современный растительный покров все в большей степени испытывает неблагоприятное воздействие различных антропогенных факторов, среди которых существенную роль играет загрязнение окружающей среды. Промышленность выбрасывает в виде отходов в атмосферу, воду и на почву огромное количество различных веществ, многие из которых обладают токсичным действием. Так, количество серы, поступающее в атмосферу в результате деятельности металлургических предприятий и при сжигании различных видов ископаемого топлива, оценивается в 100 млн. т в год (Moss, 1976; Cullis Hirschler, 1980). Большее ее количество довольно быстро выводится из атмосферы, образуя вокруг источников выброса зоны с аномально высоким поступлением серы в экосистемы, которое во много раз превышает потребность организмов в этом элементе. Поскольку техногенная сера представлена преимущественно токсичным сернистым газом, ее влияние на растения обычно оказывается неблагоприятным и приводит к снижению биологической продуктивности, а у культурных растений — и качества урожая (Hällgren, 1978; Гудериан, 1979).

В задачу настоящего исследования входило изучение характера изменения содержания зольных элементов и азота у растений суходольных лугов лесной зоны, расположенных в зоне загрязнения Балтийской ГРЭС, работающей на эстонских кукерситовых сланцах.

Кукерситы Эстонии представляют собой высокозольные горючие сланцы с содержанием минеральных компонентов около 50%, из которых преобладаю-

щими являются кальцит и пириты (Созинов и др., 1975; «Горючие сланцы», 1980), поэтому при сжигании этой породы в окружающую среду поступает значительное количество щелочной золы и серы; в снеговых водах вокруг источника выброса (табл. 1) отмечается огромное количество сульфат-иона — более, чем на порядок выше, чем в «чистых» условиях. Исключительно велико и количество оснований, в силу чего снеговые и дождевые воды здесь обладают щелочной реакцией. Можно полагать, что в зоне радиусом 10 км вокруг ГРЭС поступление серы в экосистемы значительно превышает 100 кг/га в год при годичном потреблении растениями не более 10 кг. В результате весь ландшафт оказывается под сильным «прессом» техногенной серы, содержание этого элемента в ручьевых водах оказывается также аномально высоким. Однако поскольку сера выпадает в комплексе с основаниями, в почву она поступает уже в составе гипса, являющегося мелиорантом подзолистых почв. Непосредственное неблагоприятное воздействие на растения может оказывать только повышенная концентрация сернистого газа в воздухе вблизи ГРЭС.

ТАБЛИЦА 1

Химический состав снеговых и ручьевых вод на разном удалении от ГРЭС (март 1980 г.)

Расстояние от ГРЭС, км	В снеговых водах, мг/л				SO_4^{2-} в ручьевых водах, мг/л
	pH	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	
0.2	8.6—8.9	120—302	116—138	2—16	300
7	8.8—8.9	190—308	28—173	9—17	350
20	7.4—7.6	50—89	38—70	1—5	200
45	6.3	23—58	13—42	4—7	150

Примечание. Образцы снега и вод отобраны В. Т. Ярмишко и В. К. Владимировым.

Объекты исследования — разнотравно-бобово-злаковые луга с одноразовым режимом скашивания (табл. 2) на дерново-подзолистых почвах с признаками избыточного увлажнения. Луговые участки были выделены на расстоянии 0.2, 1.6, 7 и 20 км от ГРЭС. Контролем являлись луга Опытной станции БИНа «Отрадное» на Карельском перешейке (в 150 км от ГРЭС), вблизи которой отсутствуют промышленные объекты. На одном участке в зоне загрязнения проводили наблюдения за влиянием режима использования травостоя, для чего на расстоянии 1.6 км от ГРЭС был дополнительно изучен травостой на пастбище.

Почвы объектов исследования (табл. 3) в зоне загрязнения характеризуются пониженной кислотностью и высоким содержанием и запасами серы в гумусовом горизонте. В переувлажненных дерново-темноцветных почвах содержание серы заметно выше, чем в дерново-подзолистых, но по мере удаления от ГРЭС оно падает более чем вдвое.

На опытных участках и контроле были собраны образцы надземной фитомассы 8 видов луговых растений, относящихся к разным хозяйственно-биологическим группам (табл. 2). Растения собраны в фазу цветения, перед скашиванием травостоя (конец июня 1980 г.). Луговые растения в зоне загрязнения не имели признаков поражения сернистым газом — некротических пятен и хлороза листьев. В образцах растений определено содержание зольных элементов и азота по стандартной методике.

Чтобы выявить влияние золы, механически задерживающейся на поверхности листьев, на химический состав растений, образцы двух видов с участка, расположенного в 1.6 км от ГРЭС, были разделены на 2 части: одну из них анализировали после отмывки водой, другую — без отмывки. Такому анализу подвергали *Alchemilla monticola* с широкими воронкообразными листовыми пластинками, у основания которых скапливалось заметное количество золы, и *Deschampsia cespitosa*, имеющую шершавые листья. Оказалось, что содержание всех определявшихся элементов (азот, калий, натрий, фосфор, кальций, магний, железо, алюминий, марганец, кремний) было практически одинаковым

ТАБЛИЦА 2

Характеристика травостоев луговых участков

Участок	Расстояние от ГРЭС, рельеф, угодье	Название ассоциации	Общее покрытие, %	Соотношение злаки : бобовые : разнотравье (в % по глазомерному покрытию)	Ярус	Высота, см	Преобладающий вид и группа
I	0.2 км, понижение на водоразделе, сенокос	Разнотравно-бобово-мелкозлаково-щучковая	80	60 : 20 : 20	I	100—110	Щучка дернистая
					II	50—60	Мятлик луговой
					III	20—25	Вегетативные побеги
II	1.6 км, плоское понижение, сенокос	Разнотравно-смешанно-злаково-бобово-щучковая	100	50 : 30 : 20	I	80—100	Щучка дернистая и другие злаки
					II	50—60	Бобовые
					III	20—25	Подсад и разнотравье
III	1.6 км, водораздел, стравленное пастбище	Разнотравно-смешанно-злаково-бобовая (клеверная)	100	25 : 50 : 25	I	10—15	Бобовые, злаки, разнотравье
IV	7 км, водораздел, подсеянный луг	Разнотравно-бобово-смешанно-злаковая	90	60 : 30 : 10	I	120—140	Ежа сборная
					II	100—110	Овсяница красная
					III	40—50	Бобовые и разнотравье
					IV	15—20	Подсад и разнотравье
V	20 км, пониженная терраса, сенокос	Разнотравно-бобово-смешанно-злаково-щучковая	100	60 : 20 : 20	I	80—100	Щучка дернистая и другие злаки
					II	40—50	Бобовые и разнотравье
					III	15—20	Подсад и разнотравье
VI	150 км (контроль), водораздел, сенокос	Мелкозлаково-разнотравный луг	100	25 : 15 : 60	I	80—100	Ежа сборная
					II	50—55	Душистый колосок, полевица волосовидная
					III	35	Подсад (розеточные листья бобовых и разнотравья)

Примечание. Геоботаническое описание опытных участков сделано Е. П. Матвеевой.

ТАБЛИЦА 3

Почвы объектов исследований

Участок	Почва	Мощность A_1, см	$pH_{водн}$ A_1	Содержание серы в A_1, %	Запас серы в слое 0—20 см, т/га
I	Дерновая слабоподзолистая глееватая среднесуглинистая на моренном бескарбонатном суглинке	17	7.7	0.094	1.62
II	Дерново-темноцветная сильноподзолистая глееватая супесчаная на моренном бескарбонатном суглинке	28	7.2	0.258	4.44
III	Дерновая слабоподзолистая глееватая легкосуглинистая на моренном бескарбонатном суглинке	20	6.6	0.078	1.63
IV	Дерновая слабоподзолистая супесчаная на аллювиальной супеси	30	7.5	0.063	1.26
V	Дерново-темноцветная слабоподзолистая глееватая супесчаная на аллювиальной супеси	30	5.7	0.115	2.05
VI	Дерновая слабоподзолистая супесчаная на бескарбонатном суглинке	20	5.0	0.100	2.00

в отмытых и неотмытых образцах. Лишь содержание нерастворимых минеральных примесей в отмытых образцах оказалось заметно меньшим.

Известно, что химический состав организмов, являясь их систематическим признаком (Виноградов, 1963; Вернадский, 1967), довольно стабилен и существенно не меняется с изменением экологических условий (Титлянова, 1979). Однако под влиянием выбросов ГРЭС произошли существенные сдвиги в содержании в растениях ряда элементов питания: азота, калия, кальция (табл. 4). В количестве магния, фосфора, алюминия, марганца, кремния, натрия, железа достоверные изменения не обнаружены. Содержание последних в растениях в зоне загрязнения было таким же, как и в контроле, это же относится и к сере. Вероятно, в этом проявилось действие механизма саморегуляции потребления элементов: ограничивать потребление тех элементов, количество которых в почве превышает потребность в них растений, и накапливать элементы, которых не хватает (азот, калий, кальций). Следует отметить высокую потребность в сере лишь у двух видов: *Taraxacum officinale* и *Dactylis glomerata*. Эти виды в контроле содержали 0.23% серы, т. е. вдвое больше по сравнению с другими. В условиях загрязнения у *T. officinale* процент серы возрос до 0.42, у *D. glomerata* — до 0.32.

Поступление в атмосферу с выбросами ГРЭС элементов происходит в виде окислов — K_2O, CaO, MgO и др., которые, взаимодействуя в атмосфере с SO_2 и CO_2, образуют карбонаты и сульфаты. Поскольку соли калия тяжелее, чем кальция, они оседают ближе к месту выброса. Этим, вероятно, можно объяснить более высокое по сравнению с другими участками содержание калия в растениях на расстоянии 0.2 км от ГРЭС. Здесь количество калия в растениях оказалось больше, чем при внесении высоких доз минеральных удобрений (табл. 4). Углекислые и сернокислые соли кальция легче, и зона их оседания более растянута. Так, наибольшие количества клыция и магния в снеговых водах обнаружены на расстоянии до 7 км (табл. 1). Реакция растений на кальций, попадающий в почву за счет загрязнения, обнаруживалась у большинства видов (*Deschampsia cespitosa*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Alchemilla monticola*) главным образом на расстоянии 1.6 км от ГРЭС, у *Taraxacum officinale* — вплоть до 20 км.

Несмотря на то что выборсы ГРЭС содержат мало окислов азота, содержание его в растениях в загрязненном районе заметно увеличивалось по сравнению с контролем, что, возможно, связано с усилением биологической активности почв под влиянием избытка оснований. Последние нейтрализуют почвенную кислотность, что, как известно, оказывает положительное влияние на деятельность микроорганизмов. Зола, богатая калием, выпадающая на почву вблизи

ТАБЛИЦА 4

Содержание зольных элементов и азота в луговых растениях (% на возд.-сух. массу)

Расстояние от ГРЭС, км		*Dactylis glomerata* L.	*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.	*Lathyrus pratensis* L.	*Trifolium pratense* L. + *T. repens* L.	*Vicia cracca* L. + *V. sepium* L.	*Achillea millefolium* L.	*Alchemilla monticola* Opiz.	*Taraxacum officinale* Wigg.
					Кальций				
0.2		0.19	—	1.52	3.04	1.82	1.39	—	1.33
1.6	сенокос	—	0.30	1.75	2.12	2.00	1.57	2.12	1.64
	пастбище	0.87	—	1.34	1.77	1.34	1.82	1.52	1.94
7		0.36	0.18	1.70	2.24	1.82	1.09	1.39	0.97
20		0.30	—	1.70	1.40	1.15	1.21	1.27	1.09
150	контроль	0.97	0.14	1.25	1.55	1.55	1.74	1.16	0.63
	NPK *	0.19	0.14	—	—	—	0.77	0.46	—
					Калий				
0.2		3.79	—	2.04	2.46	2.28	4.61	—	5.60
1.6	сенокос	—	1.19	0.87	0.87	0.79	2.31	0.99	2.69
	пастбище	1.66	—	1.42	1.42	1.66	2.74	2.04	3.40
7		2.90	1.97	1.12	1.42	1.00	2.59	2.36	3.27
20		2.49	1.97	0.79	1.50	2.04	2.69	1.56	2.83
150	контроль	2.32	0.91	1.08	1.44	1.66	2.76	1.49	4.16
	NPK *	2.20	1.86	—	—	—	4.67	2.00	—
					Сера				
0.2		0.18	—	0.16	0.20	0.19	0.09	—	0.25
1.6	сенокос	—	0.13	0.08	0.10	0.10	0.08	0.14	0.42
	пастбище	0.32	—	0.15	0.13	0.18	0.13	0.18	0.32
7		0.16	0.09	0.21	0.18	0.10	0.11	0.13	0.24
20		0.21	0.04	0.11	0.13	0.18	0.08	0.19	0.27
150	контроль	0.23	0.11	0.12	0.07	0.12	0.12	0.09	0.23
	NPK *	0.09	0.10	—	—	—	0.08	0.07	—
					Азот				
0.2		1.36	—	2.58	2.23	2.94	1.17	—	1.18
1.6	сенокос	—	1.09	3.46	2.65	3.72	2.30	1.87	2.26
	пастбище	3.50	—	3.56	2.77	4.66	2.92	2.70	3.86
7		1.36	1.13	2.88	2.30	2.85	1.72	1.41	2.53
20		1.60	1.45	2.40	2.39	3.24	2.68	1.71	2.05
150	контроль	1.14	1.02	1.68	1.87	2.37	1.14	1.45	1.25
	NPK *	1.34	1.44	—	—	—	2.01	1.94	—

Примечание. Тире означает отсутствие данных, звездочка — удобренный участок.

источника, по-видимому, в первую очередь благоприятствовала деятельности клубеньковых бактерий, что и определило повышенное содержание азота у бобовых (*Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*).

Как отмечалось выше, больше всего кальция выпадало на почву на расстоянии до 7 км от ГРЭС. Наибольшее содержание в растениях кальция и азота обнаруживалось на расстоянии 1.6 км от ГРЭС.

Замена сенокосного режима использования луга (в зоне загрязнения) выпасным привела к изменению видового состава травостоя, где резко возросло содержание бобовых (до 50%). Травостой стал низкорослым, изменилось содержание некоторых зольных элементов в надземной фитомассе многих видов. Например, заметно увеличилось содержание азота и калия, у некоторых видов — серы.

Одной из причин этого, возможно, является незначительное отрастание растений к моменту взятия их для анализов после очередного выпаса и то, что они находились в физиологически более молодом состоянии.

В результате проведенных исследований установлено, что под влиянием загрязнения воздуха выбросами ГРЭС в снеговых водах и почве повышается содержание серы, кальция, магния. Большинство луговых видов растений не реагирует на повышение серы в окружающей среде, т. е. в зоне загрязнения содержание серы у них было почти таким же, как и на контрольном участке луга. В данном случае возможный токсический эффект серы снимается выпадающими вместе с ней основаниями кальция, магния, калия. Благодаря последним нейтрализуется почвенная кислотность, повышается активность почвенной микрофлоры, в связи с чем улучшается режим азотного и минерального питания растений.

Сернистый газ, находящийся в атмосфере, не оказывает негативного воздействия на растения. В этом, по-видимому, немаловажную роль играет режим использования травостоя: период жизни побегов растений на сенокосах непродолжителен, поэтому и время воздействия на них окислов серы невелико.

Известно, что растения обладают избирательной способностью по отношению к элементам питания и в определенных пределах сохраняют свою независимость от концентрации их в почвенном растворе. В исследованных условиях в растениях заметно повысилось содержание калия, кальция и азота, т. е. элементов, которые на лугах лесной зоны обычно находятся в первом минимуме. Почти постоянным осталось на всех участках содержание в растениях магния, фосфора, железа, алюминия, марганца, кремния. Из восьми видов луговых растений только у двух увеличилось содержание серы в зоне загрязнения ГРЭС.

Реакция видов на дополнительное поступление в почву калия за счет загрязнения наиболее четко прослеживалась на расстоянии 0.2 км от источника выбросов, других элементов — на расстоянии 1.6 км. Видовой состав травостоя в зоне загрязнения на протяжении 20 км от ГРЭС оставался почти без изменений, угнетение растений по внешним признакам не замечены. Таким образом, не было обнаружено отрицательного эффекта выбросов ГРЭС на содержание зольных элементов и азота в растениях луговых сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Вернадский В. И. (1967). Биосфера. М., Мысль. — Виноградов А. П. (1963). Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. Геохимия, 3. — Горючие сланцы. (1980). Л., Недра. — Гудериан Р. (1979). Загрязнение воздушной среды. М., Мир. — Созинов М. А., Сидоренко С. А., Розен О. М. (1975). Формационные типы углеродистых сланцев. В кн.: Тез. I регион. совещ. «Горючие сланцы (геохимия и литология)». Таллин. — Титлянова А. А. (1979). Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука. — Cullis G. F., Hirschler M. M. (1980). Atmospheric sulphur: natural and man-made sources. Atm. environ., 14, 11. — Hällgren Y. E. (1978). Physiological and biochemical effects of sulfur dioxide on plants. In: Sulfur in the environment, N. Y. etc., 2. — Moss M. R. (1976). Biogeochemical cycles as integrative and spatial models for the study of environmental pollution (the example of the sulphur cycle). Int. J. Environm. Stud., 9, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 V 1982.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 632.51

Biology and ecology of weeds. Ed. by W. Holzner and M. Numata. — Boston—London: The Hague, Dr. W. Junk, publisher. 1982, 461 p. (**Биология и экология сорняков.** Под редакцией В. Холцнера и М. Нумата. 1982)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Издание представляет собой второй том одной из новых серий коллективных трудов по фитоценологии, которые постоянно издаются в Нидерландах в издательстве д-ра W. Junk. Первый том этой серии — работа J. Hall, M. Swaine (1981) о тропических лесах, третий — M. Gremmen (1982) о растительности субантарктических островов Марион и Принц Эдвард. Редактором серии является видный представитель нового поколения западно-европейских фитосоциологов M. J. A. Werger.

Настоящий том включает почти 40 глав-статей, сгруппированных в 4 раздела и тематически дополняющих друг друга. Рассматривая эту коллективную монографию, ввиду ограниченного объема рецензии мы уделили больше внимания общим вопросам «сорняковедения» и ограничились перечислением статей, посвященных различным частным моментам.

В кратком Предисловии к книге говорится о важности изучения сорных растений, что необходимо не только для контроля их численности в интересах практики, но и для расширения представлений о биологии и экологии видов вообще. Редакторы трактуют понятие сорняки (weeds) широко, включая в него и сорные виды естественных кормовых угодий и водоемов, но основное внимание в книге они сочли нужным сконцентрировать именно на сегетальных видах, т. е. сорняках агрофитоценозов.

Первая часть содержит вводные главы, наиболее насыщенные общетеоретическими положениями. В особенности интересна статья (с 3—20) W. Holzner (Австрия), который рассматривает общую концепцию современного сорняковедения. Эта статья как бы предваряет все содержание монографии, и потому мы рассмотрим ее особенно подробно. Сорняки, с точки зрения Holzner, могут быть не только вредными, но и полезными, причем не только как ресурсные растения (лекарственные, пищевые и т. д.), но и как компоненты агроэкосистем. Сорные виды с глубоко проникающими корневыми системами транспортируют элементы минерального питания из глубоких горизонтов почвы в приповерхностный слой, где расположен максимум питающих корней культурных растений. Таким образом, сорняки могут не только перехватывать ресурсы культурных растений, но и улучшать минеральный состав почвы. Сорные виды также улучшают микроклимат почвы и тем самым создают благоприятные условия для деятельности микроорганизмов-восстановителей, которые ускоряют деструкцию пожнивных остатков культуры. В тропических странах сорные виды в пропашных культурах являются эффективным противоэрозионным средством. В целом проблема искоренения сорняков является неразрешимой, а в случае ее успешного решения сельское хозяйство могло бы столкнуться с большим числом ныне не прогнозируемых отрицательных экологических последствий.

Гербициды, по мнению Holzner, не решают вопроса контроля численности сорняков, так как, сокращая число видов, они увеличивают количество экземпляров бурно развивающихся видов, устойчивых к гербицидам и, как правило, конкурентослабых рудеральных компонентов. Нередко легче контролировать численность сорных видов флористически богатых сегетальных сообществ с низкой численностью.

При обзоре сорных видов Holzner подчеркивает крайне малую долю сорняков, адаптированных к одной культуре (приведенные примеры касаются в основном спутников льна), и потому наиболее легко уничтожаемых в севообороте. Основные засорители (как однолетники, способные дать несколько генераций за один вегетационный сезон, так и многолетники с полной или частичной редукцией семенного размножения) отнесены к типу колонизаторов.

Сорные растения как особая группа видов, порожденных (в большей или меньшей степени) деятельностью человека, имеют ряд отличительных особенностей. Главные из них: высокая семенная продуктивность, антропохория, длительная сохраняемость семян в почве (до 1000 лет), широкая амплитуда условий для прорастания семян, морфологический и физиологический полиморфизм семян (соматический полиморфизм, в понимании Harper, 1977)[1], специальный популяционный механизм ускорения прорастания при высокой плотности семян, «компромисс» между размером семян и их числом, укорочение вегетативной фазы, удлинение срока семеношения, распространение самоопыления и апомиксиса, ветроопыление и опыление неспециализированными насекомыми, цветки, отражающие ультрафиолетовые лучи и привлекающие насекомых, широкая норма реакции на колебание условий, генотипическая пластичность, полиплоидность, высокая потенциальная скорость роста, фотосинтез типа C_4 в районах с недостаточным увлажнением, высокая конкурентная способность и продукция колинов, интенсивный захват пространства корнями, ответ на удобрение повышением интенсивности репродукции, устойчивость к повреждениям и способность к быстрой регенерации.

Разумеется не все перечисленные признаки представлены у каждого сорного вида, тем не менее общая характеристика сегетальных видов, данная Holzner, должна быть оценена как очень полная и точная.

Прочие статьи первого раздела дополняют главу, написанную Holzner. M. Numata (Япония) характеризует (с. 21—34) различные методы изучения сегетальных сообществ, по преимуществу количественные, и дает типовые схемы экспериментов для изучения конкурентной способности сорных видов. Особое внимание уделено методам анализа сукцессий сегетальных сообществ. J. McNeil (Канада) обсуждает (с. 35—45) проблему таксономии сорных видов: A. Wapshere (Франция) — биологические методы борьбы с сорными видами (с. 47—56). W. Hilbig (ГДР) и W. van der Zweap (Нидерланды) о сорных видах приводят данные из фольклора (с. 57—60 и 61—72). Среди биологических методов борьбы весьма интересно использование «микогербицидов» — спор патогенных грибов, которые производятся на специальных предприятиях и распыляются при массовом развитии сорных видов. Так, в США гриб *Collectotrichum gloeosporioides* F. sp. *aeschynomeni* применяется против 165 видов сорняков (!). Приведены интересные примеры биологического контроля численности сорняков насекомыми и нематодами. Несколько необычный для советского читателя подход Hilbig весьма актуален, так как часть археофитов в некоторых странах уже исчезла. Автор ставит вопрос о необходимости небольших заповедников «фитосоциологических садов», где исчезающие виды сорных растений будут поддерживаться за счет старой системы агротехники без гербицидов.

Вторая часть книги посвящена общим вопросам экологии сорных видов. H. Oka и H. Morishima (Япония) обсуждают (с. 73—89) вопросы экологической генетики и эволюции сорных видов. Особое внимание уделяется стратегии, генетической вариации, фенотипической пластичности и различиям фундаментальной и реализованной экологических ниш сорных растений. Отмечается быстрая селекция сорных растений, устойчивых к гербицидам.

J. Harlen (США) обсуждает (с. 91—96) проблему отношений сорных и культурных видов, рассматривая их в аспектах генетики и культуральных связей. Он описывает возникновение специальных рас сорных видов для разных культур. Нередко культурные растения повторно дичают, и потому лучше брать исходные формы для селекции из других районов, чтобы понизить вероятность возврата культуры в дикое состояние. Многим сорнякам свойственна мимикрия с культурными растениями, особенно в стадии семени. S. Sakamoto (Япония)

[1] Цитируемые в книге публикации не включены в библиографию к рецензии.

развивает (с. 97—109) представление Н. И. Вавилова о ближневосточном центре происхождения культурных и сорных растений. W. Holzner, I. Hayashi и J. Glanninger (Австрия, Япония) приводят (с. 110—122) весьма интересные данные о типах репродуктивной стратегии сорных видов, раскрывая положения, сформулированные Holzner в первой главе. Описаны факторы, провоцирующие прорастание семян, — температура, свет, орошение, O_2/CO_2, концентрация NO_3; приведена классификация типов прорастания (по приуроченности начала прорастания к различным сезонам года и его продолжительности). S. Nakansson (Швеция) дополняет (с. 123—135) эти данные обзором биологических типов многолетников с оценкой их адаптации к агротехнике, культуре и климату.

C. Spitters и S. van der Berge (Нидерланды) обсуждают (с. 137—148) аналитические модели конкуренции сорных видов и культурных растений, а J. Glauninger и W. Holzner (Австрия), рассматривая тот же вопрос в более широком биологическом контексте, пишут (с. 149—159) о комплексной системе контроля численности сорных видов, включающей биологический, агротехнический и химический методы. Авторы считают, что сорняки в агросообществах следует использовать, а не уничтожать, G. Sager (Уэльс) характеризует (с. 160—167) динамику сорных видов на популяционном уровне, а Numata (с. 169—173) обсуждает роль аллелопатии в агросистемах. Однако, дав несколько примеров аллелопатических взаимоотношений, он уклонился от общей оценки роли этого фактора.

В Заключении второй части L. Musselmen (США) дает (с. 175—185) обзор паразитических сорных видов; Holzner (с. 187—190) — обзор литературы по индикации сорными видами экологических факторов; J. Thurston (Великобритания) подробно характеризует (с. 191—199) наиболее опасные сорняки из рода *Avena* (*A. fatua*, *A. sterilis*).

Третья часть монографии (с. 203—372) посвящена географии сорняков и содержит серию статей о сегетальной флоре и растительности разных районов Земли. Единый план характеристики у авторов отсутствует, тем не менее большинство из них включили в статьи-главы фитосоциологические сведения и привели соответствующие таблицы характеристики синтаксонов.

W. Holzner и R. Immonen (Австрия) характеризуют сегетальную растительность Европы, J. Guillerm и J. Maillet (Франция) — стран Средиземноморья F. Franzini, (Италия) и E. Hubl и Holzner (Австрия) — Ирака, R. Ambasht (Индия) — Индии, Hilbig — Монголии, Т. Н. Ульянова (СССР) — Камчатки, V. Kasahara (Япония) — Японии, A. Rahmen (Новая Зеландия) — Новой Зеландии, J. Alex (Канада) — Канады, C. Hasuimoto (Бразилия) — Бразилии, M. Mebls и L. Stirton (ЮАР) — Южной Африки, A. Popay — Новой Зеландии.

Все статьи имеют достаточно обширные обзоры литературы, однако список советских публикаций о сегетальной растительности, который приведен в первой статье раздела, к сожалению, наполон. Авторы цитируют только десять советских работ, в том числе 6 Е. В. Шляковой и по одной работе Р. Г. Минибаева (1961), А. И. Мальцева (1961), В. И. Буянкина (1975), Л. В. Махаевой и С. К. Кожевниковой (1976). Этим, естественно, советская литература по данному вопросу далеко не исчерпывается.

Последняя, четвертая, часть книги (с. 375—456) посвящена неполевым сорнякам сенокосов и пастбищ — Альп (W. Dietl, Швейцария), Новой Зеландии (L. Matthews, Италия), Японии (Numata), тропиков и субтропиков Австралии (J. Tothill и P. Gillard, Австралия), Южной Африки (M. Walls и C. Stirton, ЮАР). В этом же разделе можно найти данные о сорняках плантаций чая в Японии (M. Ohsawe, Япония) и сорняках водоемов (J. C. J. Van Zon, Нидерланды).

Рецензируемая коллективная монография является ценным результатом международного сотрудничества. Она бесспорно принесет большую пользу сорняковедению.

ЛИТЕРАТУРА

Hall J. B., Swaine M. D. (1981). Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest vegetation in Ghana. Geobotony, 1. The Hague, Dr. W. Junk, publisher. — Gremmen M. J. M. (1982). The vegetation of the subantarctic islands Morion and Prince Edward. Geobotony, 111. The Hague, Dr. W. Junk publisher.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 13 XII 1982.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056